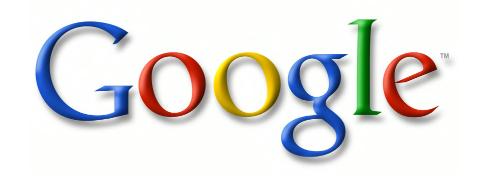
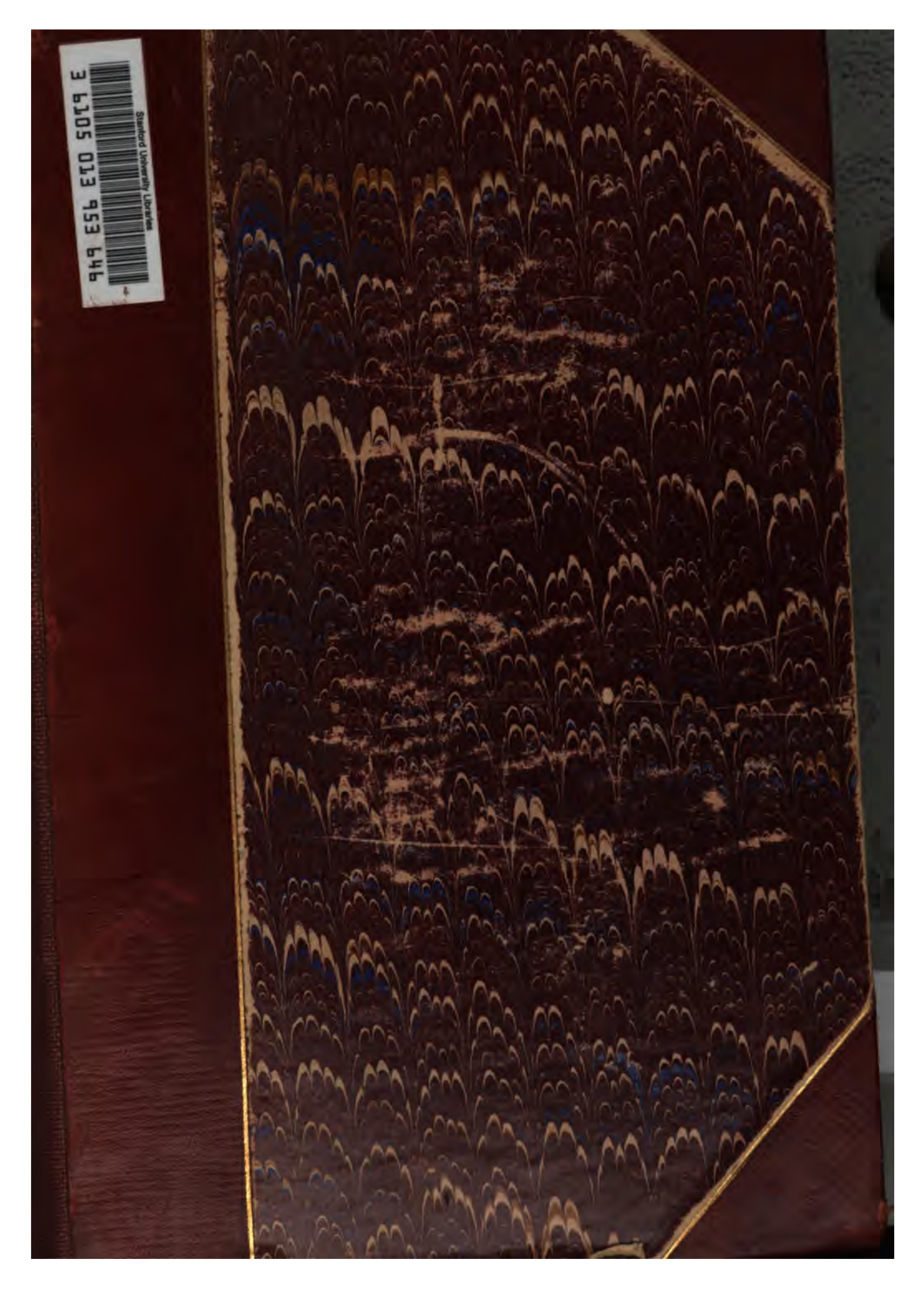
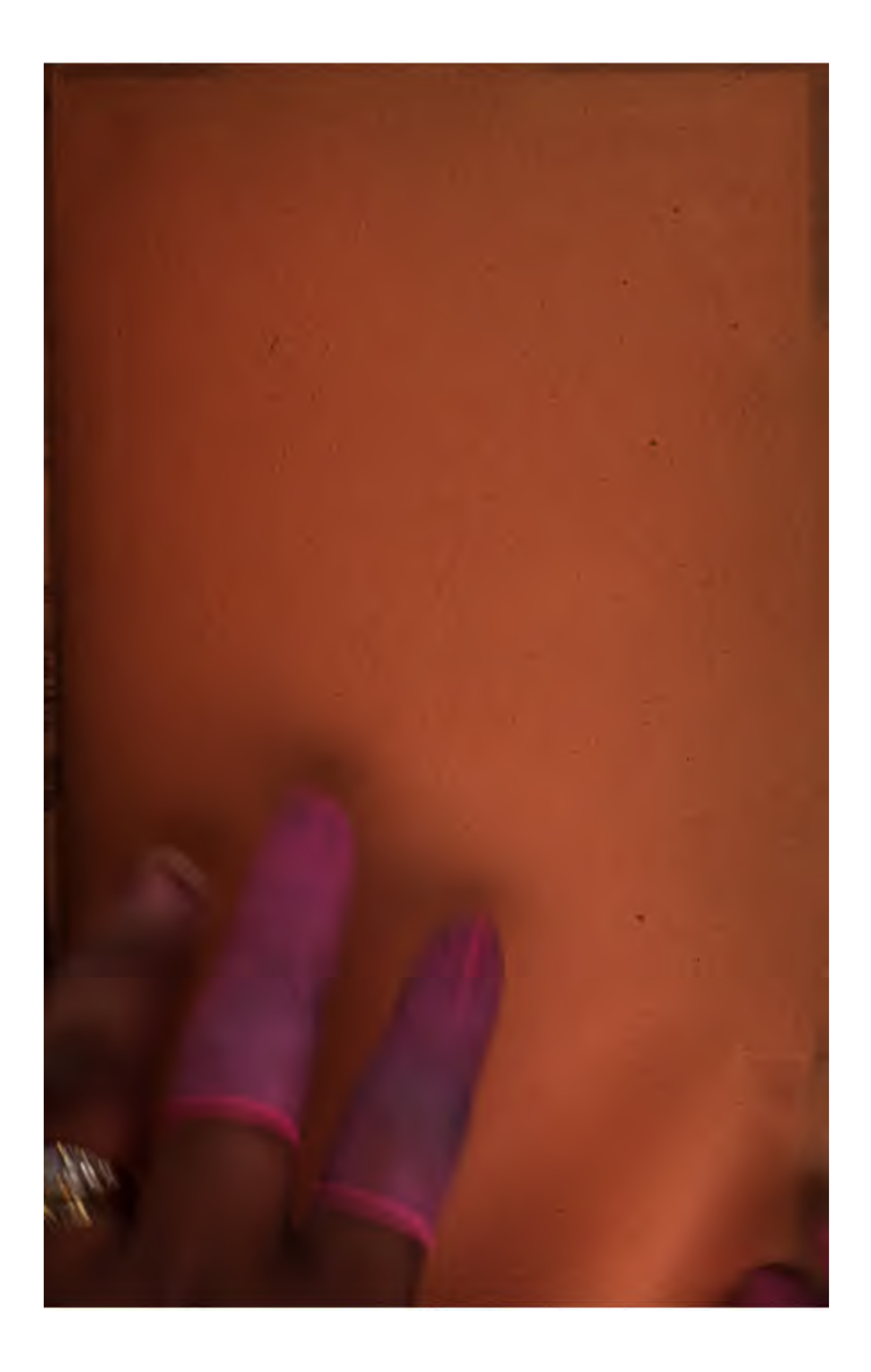




Stanford University Libraries
3 6105 010 953 946





JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Fünfunddreissigster Band

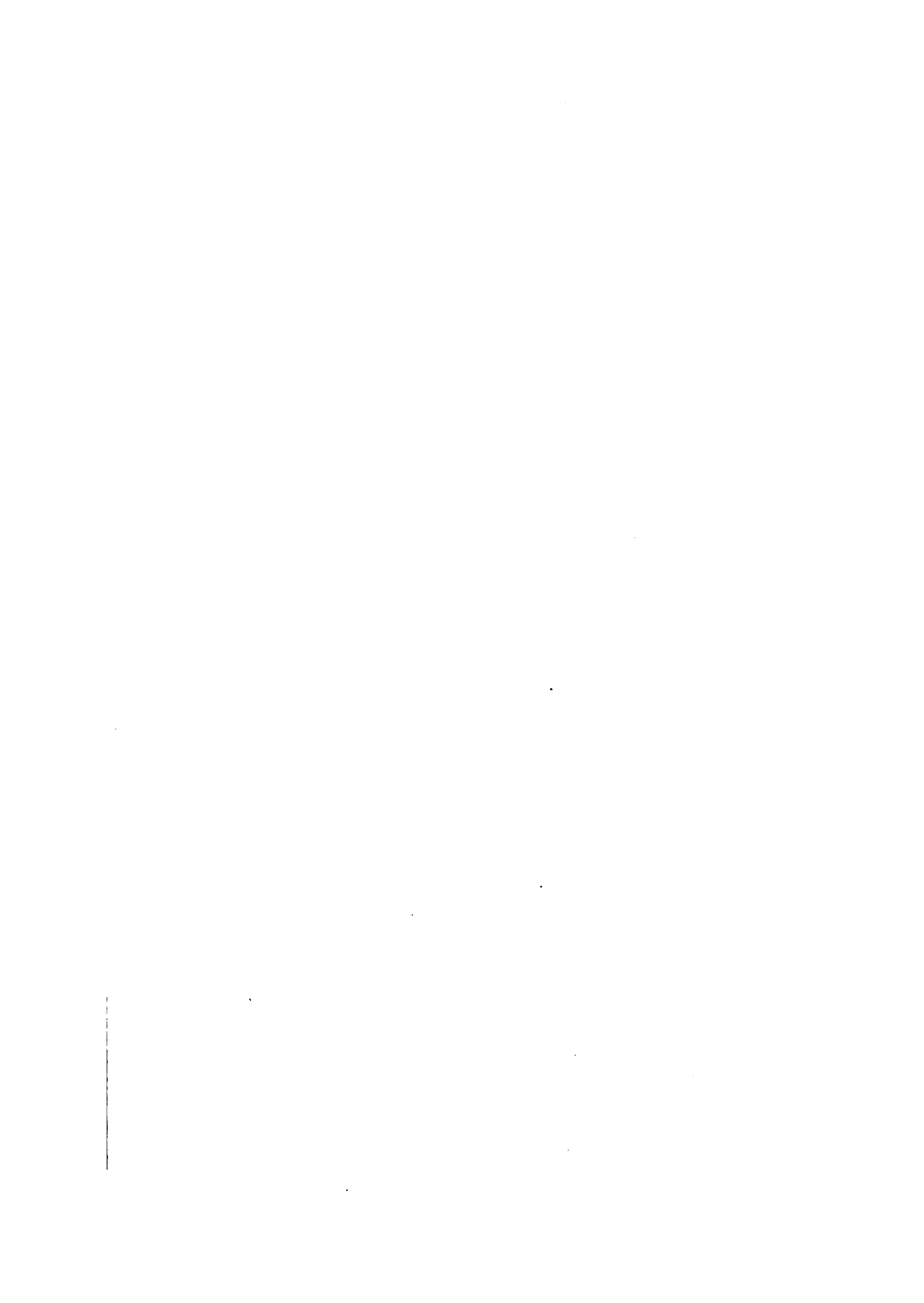
Mit 16 lithographirten Tafeln und 18 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1900

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.

Der Pericykel in den freien Stengelorganen.

Von

Hermann Fischer.

Mit Tafel I.

I. Geschichte des Pericykel.

Das Parenchymgewebe, welches zwischen der Endodermis und den centralen Gefässbündeln der Wurzel liegt, wurde zuerst von Nägeli und Leitgeb mit dem Namen Pericambium belegt[1]). Dies Wort ist geeignet, sowohl die Lage, als auch den Bau und die Function dieser Zellgruppe zu bezeichnen; denn obwohl ausserhalb des fasciculären Cambiums gelegen, hatte es sich als dünnwandiges, eigentliches Bildungsgewebe zu erkennen gegeben. Dass die Benennung Nägeli's eine glückliche war, zeigt die allgemeine Annahme und literarische Verwendung dieses Terminus, während der Vorschlag Van Tieghem's[2]) „Rhizogenschicht" nur wenig Beachtung gefunden.

Nägeli und Leitgeb hatten in den angeführten Untersuchungen auf die Kryptogamen sich beschränkt. Immerhin hatten die beiden Forscher schon einige Phanerogamen zum Vergleiche herangezogen und sie sprachen die Vermuthung aus, dass das Pericambium auch bei den Phanerogamen ein normales Wurzelgewebe sei[3]).

1) „Dieser ausserhalb der Gefässe liegende ein- oder mehrschichtige Ring weiter Cambiumzellen ist auch bei den Phanerogamen häufig vorhanden und spielt dort bei der Anlage der Seitenwurzeln eine wichtige Rolle. Wir wollen ihn in Zukunft Pericambium bezeichnen." p. 84. „Beiträge z. wissensch. Botan." Heft IV, 1868.

2) „Symétrie de Structure des Plantes." Ann. d. sc. nat. 5e série, t. XIII, 1870—71.

3) Von der innersten Rindenschicht umschlossen liegt (bei den Phanerogamen) der centrale Gefässcylinder. Die . . . . äussersten und ersten Gefässe sind immer durch eine Zellschicht von den innersten Rindenzellen getrennt. Diese Schicht entspricht dem Pericambium der Gefässkryptogamen." a. a. O. p. 139.

An diese Vorarbeiten nun knüpfte Van Tieghem an. Die fortgesetzten Untersuchungen, die in Frankreich unter seiner Leitung, in Deutschland von den Schülern Nägeli's geführt wurden, haben dessen Vermuthung vollauf bestätigt. In den Wurzeln der Phanerogamen findet sich das Pericambium ausnahmslos. Bei den Gefässkryptogamen machen nur die Equiseten eine Ausnahme, was bei der Sonderstellung dieser Pflanzenfamilie kaum befremden kann.

Es musste nun die Frage naheliegen, ob nicht auch in den Stammorganen ein Gewebe sich finde, welches dem Pericambium der Wurzel ganz oder theilweise entspreche. Doch liess diese Frage noch längere Zeit auf sich warten. Der Bau der Wurzel war schon ziemlich eingehend studirt und gut bekannt, ohne dass wir einen solchen Gedanken ausgesprochen finden. Der Grund hierfür dürfte kaum daran liegen, dass diese so selbstverständliche Frage nicht gestellt wurde, sondern in dem Umstande, dass bei den diesbezüglichen Untersuchungen es nicht gelingen wollte, Einheitsmomente zu finden, welche eine Verwandtschaft des Pericambiums der Wurzel mit einer Gewebegruppe der Stengelorgane begründeten. In der That, wenn man jene genaue Fixirung durch Umgrenzung, Bau und Function, wie diese Gewebeschicht in den Wurzeln sie zeigt, bei den Untersuchungen in den Stammorganen ebenso beansprucht, so dürfte kein entsprechendes Gewebe in diesen Organen nachweisbar sein.

Indessen ist damit nicht ausgeschlossen, dass durch Erweiterung des Begriffes einerseits, andererseits durch Hervorkehrung einiger weniger Einheitsgründe doch noch eine verwandtschaftliche Beziehung des Pericambiums zu einer analogen Schicht des Stammcylinders sich herausstelle.

Dieser Weg wurde in Frankreich betreten von Van Tieghem und seinen Schülern.

In seinen Untersuchungen[1]) über die Secretionsgänge in den Pflanzen vom Jahre 1872 hatte Van Tieghem Veranlassung, ihren Uebergang aus der Wurzel zum Stengel näher zu studiren. Dabei lenkte sich seine Aufmerksamkeit auch auf den Verlauf der Rhizogenschicht (Pericambium). Er kam zu folgendem Resultate: Die Rhizogenschicht hört an der Uebergangsstelle von Wurzel und Stamm dort auf, wo die Gefässbündel ihre Zellen direct gegen die Schutzscheide lagern. Zwischen diesen Bündeln aber geht sie in

1) „Canaux sécréteurs des plantes." Ann. d. sc. 5e série, t. XVI.

den Stengel hinauf und ist hier mit ihrer äusseren Schicht der Entstehungsort für die Adventivwurzeln; durch ihre innere Seite die Bildungsstätte für jene Cambiumbögen, welche das fasciculäre Cambium zu einer geschlossenen Bildungszone, Cambiumring, verbinden.

Van Tieghem sprach also schon zu jener Zeit die bestimmte Ansicht aus, dass, mit einiger Einschränkung, der Begriff des Pericambiums sich auf die Stengelorgane übertragen lasse und hier specifisch wichtige Functionen zu verrichten habe. Doch scheint, dass er sich damals noch nicht dazu entschliessen konnte, ein anderes, als das zwischen den Gefässbündeln gelegene Parenchymgewebe als Pericambium anzusehen. Wann er diese Einschränkung aufgegeben, liess sich nicht bestimmt ermitteln. Sicher ist, dass er sie 1882 fallen gelassen hatte und seine ganze Auffassung bedeutend modificirt auftritt in seiner Abhandlung: „Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées“ [1]), wo er zum erstenmale das hier besprochene Gewebe mit dem Namen „Pericycle“ bezeichnet [2]).

Er verlegt den Pericykel jetzt in das Grundgewebe (tissu conjonctif) an der Aussenseite der Gefässbündel und erklärt in histologischer Hinsicht: „ . . . le péricycle peut être tout entier parenchymateux, tout entier scléreux, ou scléreux vis-à-vis des faisceaux et parenchymateux vis-à-vis des rayons médullaires“ [3]).

Diese tiefgreifende Erweiterung des Pericambiumbegriffes unter dem neuen Namen Péricycle wurde in der Folge von Van Tieghem festgehalten, und fand Aufnahme in seine Handbücher [4]).

Im Jahre 1885 erschien die erste Specialabhandlung über unsern Gegenstand: „Recherches sur le Péricycle chez les Phanérogames“, par M. L. Morot [5]). Diese Arbeit zeichnet sich aus durch übersichtliche Gliederung und klare Entwickelung der Materie.

---

1) Bull. de la Soc. Bot. XXIX.

2) Les faisceaux libéro-ligneux du cylindre ne touchent pas l'endoderme, mais laissent entre lui et le bord externe de leur liber une couche plus ou moins épaisse du tissu conjonctif, parfois réduite à une seule assise. Pour abréger appelons péricycle cette zone conjonctive, comprise entre l'endoderme et les faisceaux libero-ligneux.“ l. c. p. 280.

3) l. c. p. 281.

4) „Traité de Botanique“, Paris 1891. „Élements de Botanique“, Paris 1898.

5) Ann. d. sc. nat. 6e série 1885, p. 217—309.

Morot führt zuerst die Unterscheidung ein: Péricycle homogène, hétérogène et incomplet. Mit Hülfe dieser Unterscheidung, die eben Raum für alles bietet, kommt er zu dem Schlusse: Der Pericykel findet sich in den Stengelgebilden der Phanerogamen mit derselben Beharrlichkeit, wie auch in den Wurzeln und hat dort gleiche oder verwandte Functionen. Wenn man jedoch diese Behandlung des Gegenstandes und die Schlussfolgerungen, die daraus gezogen werden, mit den Thatsachen vergleicht, so kann man sich der Ueberzeugung nicht erwehren, dass die Existenz eines wirklich charakteristischen Pericykel und seine Uebereinstimmung mit dem Pericambium der Wurzel nicht so sehr constatirt, sondern vielmehr erst construirt wird. Wir werden auf diese Arbeit zurückkommen müssen.

Weil die Abhandlung Morot's unter der Leitung Van Tieghem's entstanden war, so war sie auch einigermassen mit seiner Autorität ausgestattet, zumal sie grundsätzlich nichts anderes als dessen Ansichten in allerdings formvollendeter Weise darbot. Es war in Folge dessen fast selbstverständlich, dass der Pericykel in dem bezeichneten Umfange bei den französischen Botanikern Annahme fand, und in allen grösseren und kleineren Compendien, wie auch in den wissenschaftlichen Abhandlungen gang und gäbe wurde.

Unter den namhaften Botanikern waren es nur D'Arbaumont und Gérard, die Bedenken äusserten gegen die Auffassung Morot's über die genetische Zugehörigkeit des Pericykel[1]). Durch die Antwort Morot's fanden sie zwar keine Widerlegung, indessen bei anderen Botanikern auch keine weitere Unterstützung. Da sie überdies mit der Existenz eines Pericykel im Sinne Van Tieghem's einverstanden waren, so hatten ihre Einwände für die Verbreitung und Verwendung der neuen Bezeichnung keine weiteren Folgen.

Anders war es allerdings in Deutschland. Noch eine geraume Zeit verging, bevor der Pericykel den Rhein passirte und auch dann noch musste er es sich gefallen lassen, durch Druck oder Gänsefüsschen die Signatur eines Fremdlings angehängt zu bekommen. Ob das allein in der langsamen Fortpflanzungsgeschwindigkeit wissenschaftlicher Erkenntnisse begründet war?

---

1) Bull. de la Soc. Bot. 1886, p. 141, 203.

Der erste deutsche Botaniker, welcher den französischen Terminus aufnahm, war Professor Strasburger[1]), der sich principiell, in seiner ganzen Richtung, den Anschauungen und der Methode Van Tieghem's anschloss[2]). Doch blieb er noch lange Zeit mit seinen Bonner Collegen der einzige in Deutschland, welcher den Pericykel brauchbar fand, und es für angemessen hielt, das Pericambium der Wurzel und den Pericykel der Stengelorgane unter letzterem Namen zusammenzufassen.

Erst in jüngster Zeit zieht die Anwendung der neuen Bezeichnung weitere Kreise in der Literatur und scheinen auch andere Autoren den Auffassungen Van Tieghem's und Strasburger's sich zu nähern. So führt z. B. Solereder in seiner „Systematischen Anatomie der Dikotyledonen“[3]) auch den Pericykel ein und erklärt ihn folgendermassen: Der Pericykel, das ist derjenige Theil der Rinde (?), welcher sich aus der nach innen von der Endodermis gelegenen Zellschicht des jungen Zweiges entwickelt und nicht zum Gefässbündelsystem gehört, ist entweder lediglich parenchymatisch, oder enthält sklerenchymatische Zellen. Das Pericykelparenchym schliesst sich häufig direct an die Bastseite der Gefässbündel an; in anderen Fällen finden sich zwischen ihm und jenen parenchymatische, mit zum Pericykel gehörende Zelllagen, die mitunter in nicht geringer Anzahl entwickelt sind. Das Pericykelsklerenchym wird in erster Linie von Bastfasern oder bastfaserartigen Zellen (das sind die gewöhnlichen, als primäre Bastfasern bezeichneten Elemente) gebildet; weiter sklerosirt auch nicht selten das Pericykelparenchym zwischen den Bastfasern. Darnach finden sich im Pericykel: isolirte Bastfasern, oder isolirte, verschieden grosse, namentlich an der Aussenseite der Basttheile entwickelte Bastfasergruppen (zuweilen mit Steinzellen in ihrer Nähe) oder ein Bastfaserring, oder endlich ein, von den primären Bastfasergruppen und dem dazwischen gelagerten sklerosirten Pericykelparenchym gebildeter, gemischter und continuirlicher Skleren-

1) Zuerst erwähnungsweise: „Das Botanische Praktikum“, II. Aufl. 1887. Dann durchgeführt: „Histologische Beiträge“, III. Bd. 1891. „Lehrbuch der Botanik“, 1898.

2) „Indem ich mich aber in dem anatomischen Abschnitte meiner Arbeit auf rein morphologischen Standpunkt stelle, folge ich der Tradition der grossen deutschen Anatomen Hugo v. Mohl und Anton de Bary und bekenne mich zu einer Richtung, wie sie auch Ph. Van Tieghem in Frankreich vertritt.“ Histol. Beiträge, Bd. III, Vorwort.

3) Stuttgart, 1899, p. 966.

chymring. In systematischer Hinsicht hat sich insbesondere der gemischte und continuirliche Sklerenchymring als werthvoll erwiesen, indem er häufig Familien oder Gattungen charakterisirt."

Ob es gelingt, auf Grund dieser Darstellung unter Pericykel sich eine leidlich umgrenzte oder sonstwie einheitliche Gewebgruppe zu denken? Von einer histologischen Einheit kann und soll bei den zahlreichen „oder" jedenfalls keine Rede sein, aber auch morphologisch dürfte es kaum verständlich sein, dass gleich im ersten Satze der Pericykel ein Theil der Rinde genannt und doch als eine, nach innen von der Endodermis gelegene, Zellschicht bezeichnet wird.

Jede Wissenschaft braucht aber Klarheit und genaue Fixirung der Begriffe, der „termini technici". Dessen kann auch die Botanik nicht entrathen. Was wir unter dem Pericambium der Wurzel verstehen, lässt sich topographisch und histologisch genau angeben. Welche Gründe nun verlangen es, oder gestatten es, mit demselben Ausdrucke auch ein Gewebe der Stammorgane zu belegen? Dies soll Gegenstand vorliegender Untersuchung sein.

II. Eigene Untersuchung.

A. Einleitung.

Zur genaueren Formulirung der Frage und zur Klarlegung und präcisen Umgrenzung der Materie seien folgende leitende Gesichtspunkte vorausgeschickt:

1. Es kann nicht nach einer mathematischen Uebereinstimmung der in Rede stehenden Gewebe geforscht werden; sondern es handelt sich darum, ob sie unter einem bedeutenden Gesichtspunkte sich gleich verhalten. Die biologische Gesetzmässigkeit lässt sich niemals auf eine mathematische Formel bringen, deren Gültigkeit absolut ist. Das Leben ist keine abgeschlossene Krystallisation, nicht der Niederschlag eines vergangenen chemischen Processes, oder das Product erloschener physikalischer Kräfte, sondern es ist unaufhaltsame Thätigkeit, individuelle Selbstentfaltung und Selbstgestaltung auf Grund gegebener und zweckmässig ausgerüsteter materieller Factoren. Mit dieser ununterbrochenen Thätigkeit des Lebens ist ein ununterbrochener Wechsel von Lebensformen und Erscheinungen nothwendig verbunden, weil Thätigkeit sich in Veränderungen allein kund giebt. Dennoch

finden sich in dem jetzt vielfach noch geheimnisvollen Spiel biologischer Kräfte ruhende Punkte, auf die wir uns stützend zu einer Systematisirung sowohl der Individuen, als auch der einzelnen Bauformen des Lebens gelangen können. Solche ruhende Punkte sind: die gegenwärtige Constanz der Arten; die Constanz der Zellformen und Zellcombinationen; die Constanz bestimmter physiologischer Functionen. Kann desshalb die biologische Systematik nicht die scharfen Grenzen, etwa wie die Systematik der Krystallographie, an sich tragen, so wird sie doch eine befriedigende und fassliche Gruppirung der Lebenserscheinungen herbeiführen, wenn sie auf wirklich bedeutenden Verwandtschaftsgründen aufgebaut ist. Solch ein bedeutender und im Allgemeinen durchführbarer Verwandtschaftsgrund muss auch verlangt werden für jene Gewebe in Wurzel und Stengel, welche unter dem Namen Pericykel zusammengefasst werden.

2. Die Stengelorgane in ihrer Gesammtheit zeigen nach den Bedingungen, unter denen sie leben, und den Anforderungen, die an sie gestellt werden, einen durchgreifend verschiedenen anatomischen Bau. Diese verschiedene Structur macht es unmöglich, alle Stengelformationen nach einem Schema zu behandeln. Die Klarheit nöthigt dazu, dieser Verschiedenheit Rechnung zu tragen und gesonderte Besprechung eintreten zu lassen. Darum soll in der vorliegenden Arbeit nur der freie oberirdische Stengel untersucht werden. Die Rhizome, die fluthenden und windenden Stengel[1]) und andere Organe, die in ähnlicher Weise bedeutend von dem gewöhnlichen Bau der freien Stengel abweichen, bleiben ausgeschlossen. Sie verlangen eine eigne Behandlung, entsprechend ihrer anatomischen Eigenart.

Die Gleichwerthigkeit zwischen dem Pericambium der Wurzel und dem Pericykel in den Stengeln kann sich ergeben aus der Lage, dem Bau und der Function dieser Gewebegruppen, oder aus genetischen Gründen. In zwei Capiteln sollen diese Betrachtungsweisen ihre Erledigung finden.

---

1) Gerade diese Pflanzenorgane liefern den werthvollsten Beitrag zur mechanischen Betrachtungsweise der Gewebelehre und an ihnen lässt sich in überzeugendster Weise darthun, dass die Pflanze vernünftig gebaut ist, mit voller Berücksichtigung der Verhältnisse, in denen sie lebt, und mit rationeller Anpassung an dieselben. Diese Organe zeigen aber auch, dass es nicht zum richtigen Verständniss des Pflanzenbaues führt, wenn die Anatomie nur topographisch-morphologisch betrieben wird; sie muss vor Allem histologisch-physiologisch sein.

B. Topographie, Histologie und Function des Pericykel.

Die wichtigste und für diese Arbeit grundlegende Unterscheidung ist der Unterschied zwischen Rinde und Centralcylinder. Dieser Unterschied tritt mit der Einführung des Pericykel auf. Seither war es üblich, die Eintheilung in Rinde (primäre und secundäre) und Gefässbündelsystem durchzuführen und jene Botaniker, welche keinen Pericykel annehmen, halten diese Gliederung auch jetzt noch fest. Die Abweichung, welche in diesen beiden Eintheilungen vorliegt, tritt am deutlichsten zu Tage, wenn sie angewandt werden auf ein jugendliches Organ im ersten Differenzirungsstadium, d. h. vor dem Eintritt des secundären Wachsthums.

Unter primärer Rinde — eine Bezeichnung, die streng nur zutrifft, wo es ein secundäres Wachsthum, ein Dickenwachsthum giebt — wird das ganze Rindengewebe bis zum Siebtheil der Gefässbündel verstanden, und zwischen diesen bis zu der Stelle, wo das interfasciculäre Cambium auftritt. Es schliesst also die primäre Rinde an das Leptom und interfasciculäre Cambium, ohne Platz für ein Zwischengewebe zu lassen. Erst das secundäre Gewebe des späteren Wachsthums, welches aus den Producten des Cambiums sich herausdifferenzirt, tritt als eine Scheidewand zwischen die primäre Rinde und das Gefässbündelsystem, und erhält den Namen secundäre Rinde.

Anders ist die Auffassung bei der Unterscheidung, Rinde und Centralcylinder. Nach dieser Auffassung wird die Rinde, auch die primäre Rinde, durch eine eigne Gewebeschicht von den Gefässbündeln getrennt. Das rindenständige Grenzgewebe des Siebtheiles der Bündel ist nicht die primäre Rinde, sondern ein von ihr verschiedenes selbstständiges Gewebe, der Pericykel. Mithin wird bei dieser Eintheilung unter Rinde nur ein Theil der früheren primären Rinde verstanden, während der innere Theil derselben die Bezeichnung Pericykel erhält und als solcher zum Centralcylinder gerechnet wird.

Die Möglichkeit solcher bedeutend abweichenden Auffassung bei dieser gewiss elementaren Unterscheidung legt die Vermuthung nahe, dass die innere Begrenzung der Rinde, die Endodermis, in den Stengelorganen wohl nicht scharf markirt sein muss.

In den Wurzeln ist die Endodermis recht scharf gezogen. Sie hebt sich deutlich ab von den benachbarten Geweben, sei es durch die dunklen Caspary'schen Punkte auf den Querwänden (Di-

kotyledonen), sei es durch die sichelförmigen oder allseitigen Wandverdickungen (Monekotyledonen). Mit dieser auffälligen Kennzeichnung der inneren Rindengrenze ist die histologisch-topographische Gliederung der Wurzel gegeben und leicht durchführbar.

So klar und einfach dadurch unser Verständniss für den anatomischen Bau der Wurzel wird, bei dem Stengel fehlt meistens diese genaue Grenze, denn die Endodermis „pflegt in oberirdischen Stengeltheilen von Landpflanzen meistens nicht besonders differenzirt zu sein“ [1]).

Wie alle anderen Gewebe, so macht auch die Endodermis beim Uebergang aus der Wurzel zum Stengel eine bedeutende Veränderung durch. Wir besitzen über diese Transformation der Gewebe in histologischer und topographischer Beziehung eine vortreffliche Arbeit von Gérard [2]). An mehr als 7000 Schnitten studirte er sorgfältig diese schwierige Frage und kommt zu dem Resultate, dass der Uebergang ganz allmählich sich vollzieht und oft [3]) über das ganze hypokotyle Glied sich erstreckt, sodass selbst mehrere Centimeter über der morphologischen Wurzelgrenze noch deutliche Wurzelmerkmale zu finden sind. Mit dem hypokotylen Gliede hören sie jedoch stets auf. Was die Endodermis betrifft, so fasst Gérard seine Untersuchungen darüber folgendermassen zusammen: „L'endoderme est certainement plus visible et tout aussi bien caractérisé à la base de la tigelle que dans la racine; ses cellules noirâtres tranchent mieux sur les éléments plus réfringents de la tige. Elles arrondissent leurs angles, perdent leurs stigmates, se remplissent de grains d'amidon refringent, enfin l'assise amylifère se constitue. Les transformations sont lentes, successives et s'observent à des hauteurs variables selon les végétaux“ [4]).

Aus dieser Studie geht also hervor, dass die Endodermis die charakteristischen Merkmale, welche ihr in der Wurzel eigen sind, verliert und andere dafür annimmt. Die Ansicht Gérard's von der Umwandlung in eine Stärkeschicht trifft oft zu, keineswegs jedoch allgemein. — Zur besseren Uebersicht sei die Endodermis

---

1) Strasburger, „Lehrbuch der Botanik“, 1898, III. Aufl., S. 92.

2) „Passage de la racine à la tige“. Ann. d. sc. nat. t. XI, 1881.

3) Die Uebergänge zeigen in den verschiedenen Pflanzen die grössten Verschiedenheiten und Gérard versichert: „Je n'ai jamais rencontré deux végétaux d'espèces differentes se comportant entièrement de même.“

4) l. c, p. 300.

der verschiedenen Pflanzen in dieser Reihenfolge besprochen: Monokotyledonen, Dikotyledonen, Coniferen.

Die epochemachende Arbeit Professor Schwendener's: „Das mechanische Princip"[1]) hat uns den histologischen Bau und dessen physiologische Bedeutung bei den Monokotylen erschlossen. Durch diese Arbeit wurde in der grossen Mannigfaltigkeit der Bauformen, welche uns in den freien Monokotylenstengeln begegnen, der einheitliche Zweckgedanke, dem die Architectur der Pflanzen dient, überzeugend nachgewiesen: Festigung des Ganzen und Schutz für einzelne empfindsame Theile. — Wir sind dadurch in die Lage gekommen, die verschiedensten Structuren, wie sie diese Organe darbieten, unter einem einzigen Gesichtspunkte auffassen und würdigen zu können.

Da indessen bei diesen Untersuchungen die ganze Aufmerksamkeit naturgemäss auf das Festigungsgewebe gerichtet war, so lag keine Veranlassung vor, die Endodermis eingehender zu betrachten. Aber die in dieser Abhandlung erfolgte Gruppirung der verschiedenen Typen erleichtert wesentlich das Studium derselben.

Als charakteristisches Merkmal bei der Stengelstructur der Monokotyledonen erscheint der Bastfaserring, welcher den zahlreichsten Familien eigen ist. Sein Auftreten ist so häufig und regelmässig, dass Prof. Schwendener ihn als typisch für diese ganze Pflanzenabtheilung bezeichnen konnte. Da er in zwei wesentlich verschiedenen Formen auftritt, als rippenloser und gerippter Bastring, so erfordert die Klarheit eine gesonderte Besprechung.

Der rippenlose Bastring ist die häufigste Form. Er kommt vor bei den: Typhaceen, Liliaceen, Alismaceen, Commelinaceen, Iridaceen, Dioscoreaceen, Orchidaceen und einigen Species aus anderen Familien. Dieser Bastring ermöglicht durch seine bestimmte geschlossene Lage eine genaue Umgrenzung der Rinden dieser Stengelorgane. Die Rinde reicht eben bis an diese Bastzone. Jene Zellen, welche nach aussen hin den Bastring begrenzen, sind mithin als innerste Rindenzellen aufzufassen. Diese Zellreihe nun besitzt keinerlei besondere Eigenschaften, weder in Form, Gestalt und Lagerung der Zellen, noch in der Wandstructur, noch in dem Inhalte derselben. Sie sind den übrigen Rindenzellen durchaus gleichwerthig und bilden untereinander und mit den Bastzellen dieselben Intercellularen, wie auch mit den Rindenzellen. Mit der Endodermis der Wurzel hat diese Gewebeschicht jedenfalls kein

1) Leipzig, 1874.

einziges charakteristisches Merkmal gemeinsam, und wenn man sie Endodermis nennt, so lässt sich histologisch kein Verwandtschaftsgrund mit der gleichnamigen Zellreihe der Wurzel angeben. Ihre ganze Erkennbarkeit besteht darin, dass sie an der äusseren Grenze des Sklerenchymringes liegt. Immerhin ist es hier möglich, den Ring mit allem, was er umschliesst, rein topographisch Centralcylinder zu nennen. Wie weit diese Bezeichnung Uebereinstimmung hat mit ihrer Anwendung in der Wurzel, wo sie zuerst eingeführt wurde, wird später besprochen werden.

Grösser werden die Schwierigkeiten der Umgrenzung und Definition der Rinde bei den Monokotyledonen mit geripptem Bastring. Es ist vor Allem die grosse Familie der Gramineen, welche hier berücksichtigt werden muss.

Von der Epidermis ziehen sich mehr oder weniger breite, brückenartige Bastrippen zu dem geschlossenen Sklerenchymring hin, die theils mit ihm verbunden sind, theils bis in seine Nähe vordringen. Dadurch ist das, was wir vorhin als Rinde bezeichnen konnten, an zahlreichen Stellen von Sklerenchymplatten durchbrochen und mannigfaltig zertheilt. Es finden sich nur noch Gruppen parenchymatischen Rindengewebes, ohne einheitlichen Zusammenhang. Wie soll man hier in einer begründeten, durchführbaren Weise eine Grenze zwischen Rinde und Centralcylinder festsetzen? Die Sklerenchymrippen bilden mit dem Sklerenchymring ein zusammengehöriges histologisches System, welches ohne völlige Willkür auch rein topographisch nicht zerrissen werden kann. Rechnet man aber das ganze Sklerenchymsystem zum Centralcylinder, so reicht dieser mit Unterbrechung bis an die Epidermis; wird es zur Rinde gezogen, so giebt es überhaupt keinen Centralcylinder. Man wird darauf verzichten müssen, diese Unterscheidung hier durchführen zu wollen. Es fehlt jede Andeutung und auch die Möglichkeit einer Endodermis. Bei der Betrachtung sowohl des peripherischen als auch mehr centralen Theiles des Gramineenstengels sind physiologische und mechanische Elemente nicht ausser Acht zu lassen. Diese sind derart maassgebend in den Vordergrund gerückt, dass die rein topographische Betrachtung zu keinem richtigen Verständnisse des wahren Baues dieser Organe führen kann.

Den Gramineen schliessen sich die Cypraceen an, welche keinen Bastring, aber dieselben Bastrippen wie jene haben. Auch hier sind diese Rippen subepidermal und stehen meistens in Verbindung mit den Leitbündeln. Von einer Endodermis finden sich

keine Anzeichen und aus demselben Grunde wie vorhin ist es ein vergeblicher Versuch, eine Grenzlinie zwischen Rinde und Centralcylinder festzustellen. Dasselbe gilt von den meisten Juncaceen, bei denen in zahlreichen Variationen bald der Gramineen-, bald der Cyperaceentypus wiederkehrt.

Was den sogenannten Palmentypus betrifft, wo sich weder Sklerenchymringe noch Rippen vorfinden, so zeigt das Grundgewebe, in welchem die Gefässbündel eingebettet liegen, die denkbar grösste Gleichförmigkeit. Stets dasselbe Parenchym, nur wird es zur Epidermis hin englumiger, doch allmählich, ohne Abgrenzung. Es giebt keine Endodermis, keinen Centralcylinder.

Mit diesen vier Gruppen, den Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen und dem Palmentypus scheidet ein bedeutender Theil der Monokotyledonen aus der ferneren Untersuchung aus, weil bei ihnen der fundamentale Unterschied zwischen Rinde und Centralcylinder sich nicht anatomisch brauchbar durchführen lässt. Wo aber dieser Unterschied fehlt, ist auch ein Pericykel nicht zu constatiren, denn er hat jenen Unterschied zur nothwendigen Voraussetzung.

Bei den Dikotyledonen tritt uns ein völlig neues Bild entgegen. Allerdings giebt es auch hier noch Gattungen, welche durch ihre rindenständigen und markständigen Bündel an die anatomischen Verhältnisse der Monokotyledonen erinnern; aber sie verschwinden doch gegen die ungeheure Mehrzahl, die einen ganz verschiedenen Bau aufweist.

Am geeignetsten für den hier verfolgten Zweck ist die Betrachtung des Jugendstadiums der Entwickelung, nachdem die Bündel sich deutlich herausdifferenzirt haben. Man sieht dieselben alsdann auf einer zur Oberfläche des Stengelorgans parallelen Linie symmetrisch geordnet. Innerhalb derselben liegt das centrale Grundgewebe, das Mark, welches breite Strahlen zwischen die Bündel hindurch zur Rinde sendet, und dadurch die Communication zwischen Centrum und Peripherie vermittelt. Abgesehen von der Epidermis, welche oft schon collenchymatisch verdickt ist, besteht das ganze Rindengewebe aus Parenchym. — Die Untersuchung darf sich indessen auf dieses Stadium der Entwickelung nicht beschränken, denn es hat sich gezeigt, dass nicht nur die verschiedenen Species in verschiedenen Höhen sich anders verhalten, sondern dass auch dieselbe Pflanze in weiteren Entwickelungszuständen nicht selten völlig veränderten Bau zeigt.

Anlässlich dieser Abhandlung wurden 100 Pflanzen aus den verschiedensten Familien auf Endodermis untersucht. Sie lieferten folgende Resultate:

1. In allen diesen Pflanzen fand sich die innere Rindengrenze niemals auf gleiche Weise ausgebildet und charakterisirt, wie in den Wurzeln und manchen Rhizomen. Sobald der Uebergang zwischen Wurzeln und Stengeln sich vollzogen, was stets innerhalb des hypokotylen Gliedes der Fall ist, treten keine Caspary'schen Punkte mehr auf und zeigen die Zellen der Grenzschicht nicht mehr die eigenthümlichen Wandverdickungen, wie in den Wurzeln der Monokotyledonen. Innerhalb des hypokotylen Gliedes kommen Wurzel- und Stengelmerkmale nebeneinander vor; erstere setzen sich aber nicht über die Grenze dieses Gliedes fort. Damit stimmen die Angaben Vuillemin's überein, welcher den Stengel der Compositen eingehender studirte: „Les plissements (Caspary'sche Punkte) sont d'ordinaire de moins en moins accusés de la base au sommet. La tigelle en est constamment pourvue (c'est, il est vrai l'endoderme radical); le pédoncule n'en possède pas d'habitude“[1]).

2. Soweit in den Stengelorganen eine innere Rindengrenze sich nachweisen lässt, bestehen ihre Merkmale entweder in der Form, der Lage und den Grössenverhältnissen der Zellen, welche sie bilden, oder in dem Vorhandensein von Stärke in einer continuirlichen Zellschicht, wodurch diese erkennbar gegen die Umgebung gemacht wird. Den Namen Endodermis verdient diese Zellschicht nicht, weil sie anatomisch und physiologisch von der mit diesem Namen belegten Zellreihe in der Wurzel abweicht.

Am deutlichsten ausgeprägt und nachweisbar sind die Rindengrenzen, welche einen eigenen charakteristischen Bau der Zellen besitzen. Dies war der Fall bei folgenden Pflanzen:

Alchemilla vulgaris, Linaria vulgaris und *minor, Antirrhinum orontium, Origanum vulgare, Calamintha clinopodium, Galeopsis Tetrahit* und *versicolor, Campanula rapunculoides, Galium Mollugo, Artemisia vulgaris, Aster Drumondi, Achillea Ptarmica* und *millefolium;* weniger gut bei: *Capsella, Primula, Dianthus, Teucrium scorodonium, Chrysanthemum inodorum* und *Sonchus.*

Die Zellen dieser Grenzschicht zeigen folgende Eigenthümlichkeiten als gemeisame Merkmale:

---

1) Tige des Composés, p. 88.

Sie sind stets dünnwandig, parenchymatisch und sehr regelmässig gebaut.

Sie schliessen interstitienlos aneinander ähnlich wie Epidermiszellen, während die übrigen Rindenzellen grössere oder kleinere Intercellularen aufweisen.

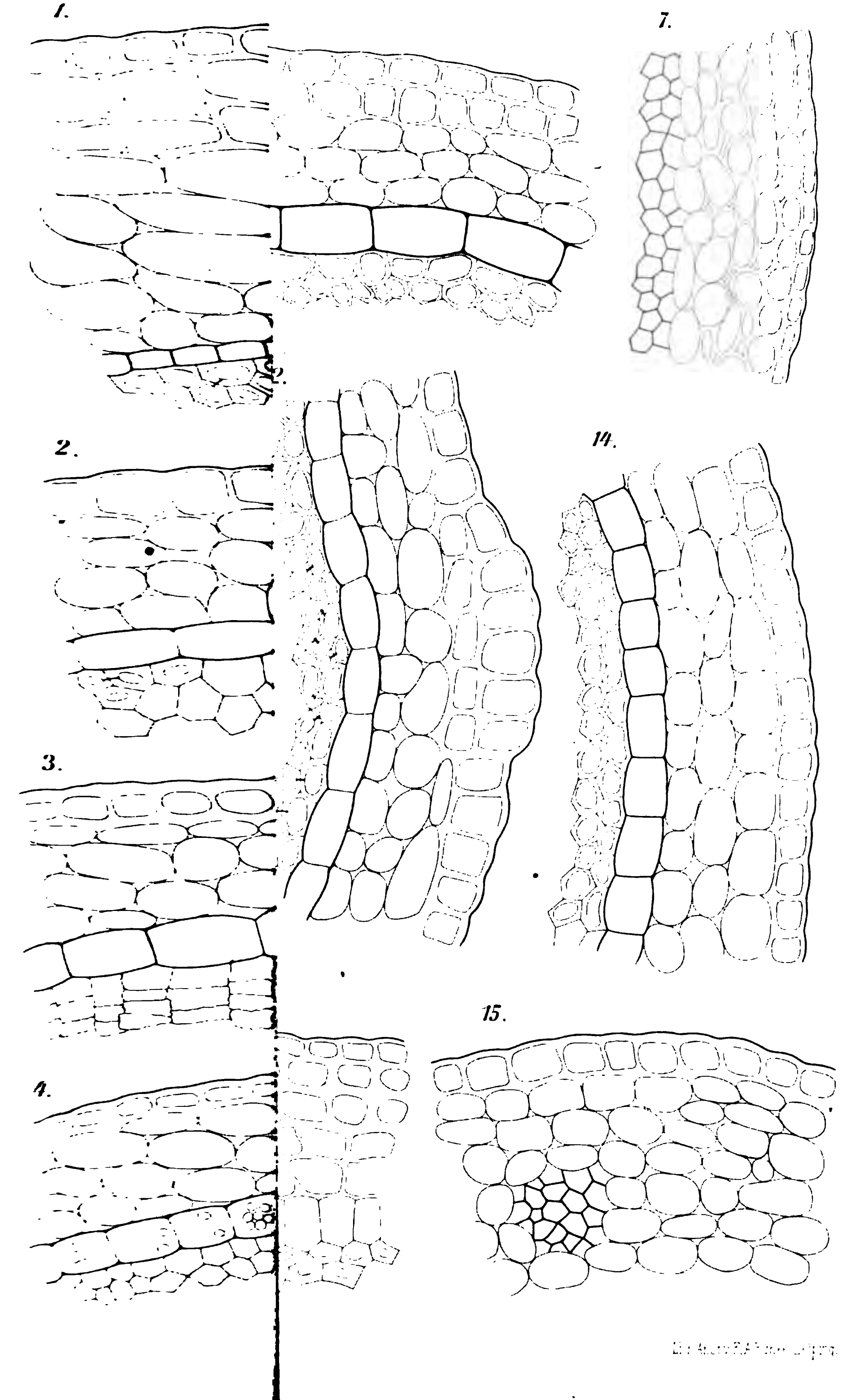
Sie sind fast immer farblos, ohne eine Spur von Chlorophyll.

Im Einzelnen zeigen die Formen sich mannigfaltig; bald sind die Zellen mehr quadratisch gestaltet (*Origanum vulgare* [Fig. 5, Taf. I], die Spitze von *Antirrhinum orontium* [Fig. 4, Taf. I], *Aster Drumondi* und *Achillea Ptarmica* [Fig. 14 u. 15, Taf. I]). Häufiger jedoch zeigen sie tangentiale Verlängerung (*Alchemilla* [Fig. 1, Taf. I], *Linaria* [Fig. 2, Taf. I], *Antirrhinum* [Fig. 3, Taf. I], *Calamintha* [Fig. 6, Taf. I], *Galium* [Fig. 11, Taf. I], *Artemisia* [Fig. 12, Taf. I], *Campanula* [Fig. 10, Taf. I]). Meistens sind die Zellen dieser Schicht grösser als die benachbarten, doch finden sich Ausnahmen. Bei *Galium Mollugo*, welches eine sehr schön gebaute Rindengrenze aufweist, ist kein merklicher Grössenunterschied der Zellen vorhanden (Fig. 11, Taf. I), während sie bei *Alchemilla vulgaris* sogar auffallend kleiner sind (Fig. 1, Taf. I).

3. Prüft man das Verhalten dieser charakteristischen Grenzschicht in verschiedenen Höhen der Stengel, so zeigen sich zwei auffallende Thatsachen.

In den meisten Fällen findet sich in der Nähe des Vegetationskegels, $^3/_4$—1 cm unter demselben, keine Spur dieser Zellschicht, obwohl die sonstige Differenzirung schon ziemlich fortgeschritten ist. Von den 20 oben angeführten Exemplaren machen hiervon nur drei eine Ausnahme, nämlich *Antirrhinum* (Fig. 4, Taf. I), *Galium* und *Artemisia*.

Ferner steht die Ausbildung der Schicht in einem unverkennbaren Zusammenhang mit der Entwickelung und dem Verdickungsprocesse des Sklerenchymgewebes. Die ersten regelmässig gebauten derartigen Zellen zeigen sich dort, wo die Bastbildung am weitesten fortgeschritten ist und sie gestalten sich um so schöner aus, je regelmässiger die Bastbelege werden, je mehr sie sich zu einer geschlossenen Sklerenchymzone vereinigen. Dies lässt sich verfolgen bei: *Achillea Ptarmica*, *Alchemilla*, *Artemisia*, *Galeopsis*, *Capsella*. Wo die Bastplatten nicht zu einem Ringe zusammenschliessen, zeigt sich an den Unterbrechungsstellen in der inneren Rindengrenze meistens Unregelmässigkeit, ja sie ist dort oft als solche gar nicht zu erkennen.


1.
7.
2.
14.
3.
15.
4.

Indem diese Thatsache hervorgehoben wird, soll nicht die Behauptung ausgesprochen werden, dass ein causaler Zusammenhang bestehe zwischen dem Ausbau der Rindengrenze und der Bastentwickelung. Es ist möglich, dass diese beiden Processe ganz unabhängig nebeneinander verlaufen und es findet sich die Endodermis auch ohne Beziehung zum Bast (Fig. 3, 4, Taf. I). Immerhin ist diese Thatsache auffallend und es dürfte die Vermuthung nicht ganz unbegründet sein, dass die Thätigkeit in der Bastregion ordnend und gestaltend das Wachsthum der benachbarten Parenchymzellen der Rinde beeinflusst.

Mit diesem bemerkenswerthen Entwickelungsgange hängt es zusammen, weshalb diese Grenzschicht bei den verschiedenen Pflanzen in demselben Abstande von der Spitze so sehr verschieden sich verhält und zuweilen erst in beträchtlicher Entfernung vom Vegetationskegel ihre Vollendung zeigt, wie aus der Figurenerklärung ersichtlich ist. Es hat nämlich die Sklerenchymentwickelung erst in diesem Differenzirungsstadium ihren entsprechenden Abschluss erfahren.

4. Das andere Merkmal, wodurch ziemlich häufig die Rindengrenze in oberirdischen Organen kenntlich wird, ist die sogenannte Stärkeschicht. Auch wenn sie nicht nachweisbar der vorhin besprochenen Rindengrenze entsprechen würde, könnte sie in ihrem geschlossenen, continuirlichen Auftreten doch die Function derselben als Grenzgewebe übernehmen. Indessen stimmen folgende Gründe dafür, dass sie dieser Grenzschicht äquivalent ist. Auch diese, durch Zellbau gekennzeichnet, kann im Jugendstadium selbst Stärke führen und als wohlausgebildete Stärkeschicht auftreten (Fig. 4, Taf. I). Ferner befindet die stärkeführende Zellreihe sich ebenfalls wie jene Schicht an der äusseren Bastgrenze und zeigt die ausgeprägteste Form bei solchen Pflanzen, welche einen Sklerenchymring bilden, z. B. bei *Aristolochia*, *Cytisus*, *Stachys* u. a.

Die Zellen dieser Rindengrenze sind gewöhnlich unregelmässig; doch kann es geschehen, dass die regelmässigen Bau aufweisen; alsdann vereinigen sich beide Merkmale der besprochenen Gruppen. Wirklich gut wurde dies nur bei *Antirrhinum* (Fig. 4, Taf. I) beobachtet. Sporadisch findet sich Stärke häufig in den Rindenzellen, ohne dass man von einer continuirlich verlaufenden Stärkeschicht sprechen könnte.

Ueberhaupt zeigt diese Grenzschicht grosse Mängel in Folge ihrer Unregelmässigkeit und Inconstanz. Sie zeigt sich häufig

unterbrochen, oder dehnt sich über mehrere Zellreihen aus. So bei: *Brassica*, *Atriplex*, *Acer*, *Daucus* und *Epilobium*. Ferner hört sie gewöhnlich sehr bald auf; oft schon wenige Centimeter oder gar Millimeter unter der Vegetationsspitze. Mit dem Verschwinden der Stärke verliert natürlich diese Rindengrenze ihren anatomischen Werth. In denjenigen Fällen, wo die untersuchten Pflanzen Bastringe oder doch grössere Bastplatten bilden, nimmt die Stärke mit der fortschreitenden Entwickelung des Bastes ab und verschwindet schliesslich ganz. Dies lässt sich beobachten bei *Aristolochia*, *Acer*, *Heracleum* und *Stachys*. Es dürfte dies eine Bestätigung der schon früher ausgesprochenen Ansicht sein, dass die Stärke zu dem Zwecke gelöst wird, um beim Verdickungsprocesse des Bastes Verwendung zu finden.

Die Frage, ob die Stärkeschicht der oberirdischen Organe eine Fortsetzung der Endodermis der Wurzel sei, muss nach den eingehenden Untersuchungen von Gérard wenigstens für eine Reihe von Pflanzen bejaht werden. Die Allgemeinheit seiner Schlussfolgerungen bedarf jedoch noch der Bestätigung.

Unter den 100 Pflanzen zeigten zwölf eine solche, als Stärkeschicht auftretende Rindengrenze: *Chenopodium album*, *Atriplex hortense*, *Brassica*, *Acer platanoides*, *Heracleum Sphondylium*, *Daucus carota*, *Epilobium hirsutum*, *Cytisus laburnum*, *Lupinus sulfuricus*, *Lavatera*, *Stachys Betonica*, *Lonicera Xylosteum*.

5. Der Rest der untersuchten Dikotyledonen liess keinerlei Grenzschicht der Rinde erkennen. Der Rindenbau ist völlig regel los und zwischen Rinde und Centralcylinder kann keine Grenze angegeben werden. Die Namen dieser Pflanzen sind:

Urtica urens und *dioica*, *Corylus avellana*, *Mercurialis annua*, *Polygonum Persicaria*, *Ranunculus acer*, *Helleborus foetidus*, *Paeonia*, *Paparer somniferum*, *Fumaria rostellata*, *Raphanus Raphanistrum*, *Reseda odorata*, *Viola tricolor*, *Hypericum perforatum*, *Malva Alcea*, *Cornus sanguinea*, *Geranium Robertianum*, *Impatiens noli tangere*, *Ampelopsis quinquefolium Ilex aquifolium*, *Silene inflata*, *Viscaria vulgaris*, *Astrantia major*, *Sedum purpureum*, *Poterium sanguisorba*, *Agrimonia Eupatoria*, *Geum urbanum*, *Potentilla tormentilla*, *Spiraea ulmaria*, *Cytisus sagitalis*, *Ononis repens*, *Trifolium incarnatum* und *filiforme*, *Lotus uliginosus*, *Spartium scoparium*, *Lathyrus pratensis*, *Armeria plantaginea*, *Calluna vulgaris*, *Anagallis arvensis*, *Vicia faba*, *Ligustrum vulgare*, *Phlox Drummondii*, *Echium vulgare*, *Digitalis purpurea*, *Myosotis*

hispida, *Melampyrum pratense*, *Mentha aquatica*, *Thymus serpyllum*, *Brunella grandiflora*, *Sambucus nigra* und *Ebulus*, *Lonicera caprifolium*, *Symphoricarpus racemosus*, *Scabiosa columbaria*, *Erigeron canadensis*, *Solidago virga aurea*, *Helianthus tuberosus*, *Senecio jacobaea* und *vulgaris*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea nigra*, *jacea* und *cyanus*, *Cichorium intybus*, *Picris hieracioides*, *Lactuca scariola*, *Hieracium umbellatum*.

Bei der Zusammenfassung der Resultate, welche die Untersuchung der Endodermis in den Stengeln der Dikotyledonen ergeben haben, findet es sich, dass immerhin ein bedeutender Theil der untersuchten Pflanzen über eine nachweisbare, charakteristische Rindengrenze verfügt, die aber in ihrem anatomischen Bau nicht mit der Wurzelendodermis übereinstimmt und deshalb nicht dieselbe Benennung verdient. Unter 100 Pflanzen liess sich eine solche Rindengrenze bei 32 constatiren. Weil diese Pflanzen nicht ausgewählt, sondern unterschiedslos geprüft wurden, wie eine Reihe von Excursionen sie lieferten, so kann begründeter Weise angenommen werden, dass dieser Procentsatz ein Durchschnittsverhältniss zum Ausdrucke bringt. Mithin lässt sich mit Wahrscheinlichkeit sagen, dass bei 32% aller Dikotyledonen die Unterscheidung zwischen Rinde und Centralcylinder begründeter Weise sich durchführen lässt.

Doch ist dies nur ein Theil und zwar der entschieden kleinere Theil. Bei den zahlreichsten Pflanzen geht im Jugendstadium die Rinde derart in das Grundgewebe des Leitbündelsystems über, dass eine topographische Differenzirung in Rinde und Centralcylinder mit einiger Genauigkeit sich nicht erkennen lässt. Für diese Fälle nun glaubt Strasburger zu dem Hülfsmittel des Vergleiches greifen zu müssen: „Wo freilich eine scharfe Grenze zwischen der primären Rinde und dem Centralcylinder nicht ausgebildet ist, da entscheidet darüber der Vergleich, welche Gewebe noch zu der primären Rinde und welche bereits zu dem Centralcylinder gehören“ [1]). Wenn man aber bedenkt, dass nach dieser unsicheren Methode nicht etwa ein kleiner Theil, sondern die meisten Dikotyledonenstengel behandelt werden müssen, so wird man sich zur Anwendung eines solchen Nothbehelfes wohl nur entschliessen, wenn die vorliegende Unterscheidung eben unbedingt durchgeführt werden soll.

1) Lehrbuch, p. 92.

Wenn das Mikroskop bei so vielen Pflanzen keine Rindengrenze erkennen lässt, so kann indessen doch nicht auf absolutes Fehlen derselben geschlossen werden. Es ist gewiss keine grundlose Behauptung, dass ein Gewebe, welches bei 32 % der Dikotyledonen sich findet, möglicherweise auch bei dem Reste vorhanden sein wird und durch geeignetes Verfahren erkennbar gemacht werden kann. Besonders die Structurverhältnisse bei dem zuerst besprochenen Grenzgewebe rechtfertigen die Vermuthung, dass dieser auffallenden äusseren Verschiedenheit auch charakteristische chemische Merkmale entsprechen, welche vielleicht die Mikrochemie noch aufdeckt.

Kurz zu erwähnen sind noch die Coniferen; sie lieferten bei der Untersuchung ein völlig negatives Resultat. Die Prüfung erstreckte sich über folgende Pflanzen, wodurch zugleich die meisten Gruppen dieser Familie berührt wurden: *Taxus baccata*, *Pinus strobus*, *Larix decidua*, *Picea excelsa*, *Abies alba*, *Sabina Virginiana*, *Cedrus Libani*.

Als Ergebniss der Gesammtuntersuchung der Endodermis in den freien Stengeln der Phanerogamen stellt sich folgendes heraus:

1. Bei den Monokotyledonen ist eine Endodermis oder sonstige innere Rindengrenze durch kein anatomisches Merkmal erkennbar.

2. Bei den Dikotyledonen besitzen etwa 32 % eine nachweisbare, besonders gebaute oder ausgestattete Rindengrenze, welche von der Wurzelendodermis in wichtigen Punkten sich unterscheidet.

3. Bei den Coniferen musste der Mangel jeder inneren Begrenzung der Rinde constatirt werden.

Hiermit schliesst die Betrachtung der Rinde selbst ab und wir können uns dem Centralcylinder ausschliesslich zuwenden.

Der Centralcylinder der Wurzel besitzt peripherisch ein meist einschichtiges Gewebe, das Pericambium, oder der Pericykel. Die bekannten Eigenthümlichkeiten desselben sind folgende:

1. Dieses Gewebe ist stets parenchymatisch.

2. Es enthält keine Gefässbündel, sondern diese finden sich normaler Weise nur innerhalb des Pericambiums[1]).

3. An ganz bestimmten Punkten ist es die Bildungsstätte der normalen Seitenorgane der Wurzeln.

4. Bei den Dikotyledonen ist diese Gewebeschicht der gewöhnliche Ort für die Entstehung des Rindenkorkes.

---

1) Bei den Gramineen durchbrechen die Gefässbündel nicht selten das Pericambium und reichen bis an die Schutzscheide.

Weil eine Gewebeschicht der Stengelorgane mit demselben Namen bezeichnet wird, so muss eines der aufgezählten Merkmale auch in diesem Gewebe sich finden, wenn die gleiche Benennung sachlich begründet sein soll.

1. Bei dem Versuche, an der Grenze des Centralcylinders der Stengel einen analogen Gewebering wie in der Wurzel festzustellen, zeigt sich die grösste Mannigfaltigkeit der Gewebe in histologischer Hinsicht. Die Differenzirung der Gewebe bei den Dikotyledonen und Coniferen bringt es mit sich, dass sogar in derselben Pflanze bedeutende Variationen sich finden je nach dem vorliegenden Entwickelungsstadium, und die Verschiedenheit der Gewebegruppirung ist derart, dass beinahe jede Familie ihre Eigenheiten aufweist. Die Abgrenzung eines geschlossenen Gewebecomplexes an der Peripherie des Centralcylinders hat nothwendig im Gefolge, dass die verschiedensten Gewebe und Gewebecombinationen in dieser Ringzone sich finden: Parenchymatische und sklerenchymatische Gruppen, primäre und secundäre Differenzirungsproducte. Die thatsächlichen Verhältnisse in den Stengelorganen, vor Allem der Dikotyledonen, bedingen es, dass der Pericykel — er mag begründet sein, wie auch immer — histologisch ein wahres Conglomerat ist.

Hier haben wir den tieferen Grund für die allumfassende Eintheilung des Pericykel von Morot in homogen, heterogen und incomplet. Nicht die Gestaltung und Differenzirung des Wurzelpericambium drängte ihn dazu, denn er sieht sich selbst genöthigt. alle diese Pericykel der Wurzel unter „homogen“ unterzubringen, während er nur einige wenige Exemplare als heterogen oder incomplet zusammenbringt, deren Sonderstellung von ihm selbst angezweifelt wird. Es sind das jedenfalls nur seltene Ausnahmen, welche keinen Anspruch auf Verwerthung bei der histologischen Classification machen können. Aber wer in den Stengelorganen einen Pericykel überhaupt annimmt, kann eine solche Eintheilung allerdings nicht entbehren.

Wenn die wenigen Ausnahmen beiseite gelassen werden, so muss gesagt werden: Der Pericykel ist in den Wurzeln ein einfaches Parenchymgewebe; in den Stengeln ein Complexgewebe, welches gewöhnlich prosenchymatische und sklerenchymatische Elemente enthält. Zwischen beiden Geweben besteht also keine histologische Gleichwerthigkeit und aus histologischen Gründen können sie nicht mit demselben Namen belegt werden.

2. Was das zweite topographische Merkmal des Pericambium betrifft, so ist dies seine Grenzlage hinsichtlich der Gefässbündel. Beim normalen Wurzelbau findet sich das eine centrale Bündel vom Pericykel eingeschlossen wie von einer Scheide.

Im Monokotylenstengel ist das einzige, was als Pericykel bezeichnet werden kann, der einfache Sklerenchymring, wie er sich bei vielen Familien findet. Derselbe wird von Van Tieghem auch als solcher bezeichnet[1]). Dieser Ring nun ist keineswegs eine Grenze für die Lagerung der Gefässbündel, denn diese finden sich in dem Sklerenchymring selbst, mit Vorzug sogar eingeschlossen bis an seine äussere Grenze, und Bündel zeigen sich nicht selten noch im Rindengewebe.

Ein solcher Bastring kehrt mit denselben oder ähnlichen Verhältnissen bei manchen Dikotyledonen wieder, indem auch hier die Bündel ganz oder theilweise dem Sklerenchym eingesenkt sind: *Chenopodium bonus Henricus*, *Saxifraga ligulata*, *Centranthus ruber*, *Linaria striata*, *Tragopogon*, *Statice latifolia*, *Eryngium planum*, *Astrantia major* u. a. Ferner finden sich nicht selten in der Rinde der Dikotyledonen sogenannte rindenständige Bündel. Solereder zählt in seiner „Systematischen Anatomie“ [2]) nicht weniger als 37 Familien und Gruppen auf mit diesem Merkmale. Bei solcher Verschiebung der normalen Verhältnisse lässt sich keine Parallele ziehen zwischen dem Pericykel in Wurzel und Stengel; in den Stengelorganen findet sich kein ähnliches Gewebe.

Doch machen alle diese Fälle zusammengenommen nur den kleineren Theil der Dikotyledonen aus, und der Pericykel bildet in zahlreichen Fällen wie in der Wurzel eine Umgrenzung der Gefässbündel. Er umfasst alsdann sämmtliches Gewebe zwischen der inneren Rindengrenze und den lebenden Siebröhren und es sind vorzüglich die secundären Rindengewebe, welche im Pericykel liegen. Für diese Gewebe wegen ihrer Verschiedenheit und dauernden Unbeständigkeit einen Sammelnamen zu besitzen, kann gegebenen Falls nur bequem sein. Die topographische Uebereinstimmung des Pericykels würde alsdann darin bestehen, dass in Wurzel und [Ste]ngel dies Gewebe zwischen der inneren Rindengrenze und dem

1) Souvent elle (la couche du Péricycle) se convertit tout entière en un anneau [de sc]lerenchym contre lequel les faisceaux sout adossés, dans lequel ils enfoncent [plu]s plus ou moins leur région libérienne; il en est ainsi chez un grand nombre des [Mo]nocotylédones et chez certaines Dicotylédones . . . .“ Traité de Bot. I. p. 753.

2) p. 970.

lebenden Siebtheil der Gefässbündel liegt, und die gleiche Benennung ist verwendbar, solange man von histologischen Rücksichten absieht.

3. Die normalen Seitenorgane der Wurzeln, die Seitenwurzeln, entstehen bei allen Phanerogamen im Pericambium. Das Pericambium tritt an ganz bestimmten Stellen in Theilung, entweder genau gegenüber den primären Holzgruppen, oder mit diesen symmetrisch abwechselnd. Dies ist die Regel. Bogenförmig schreitet die Theilung der Epidermis zu. Die Endodermis wird ebenfalls theilungsfähig und bildet eine schützende Hülle um die junge Wurzelanlage, welche darin steckt, wie in einer Tasche. Diese Thätigkeit des Pericambiums ist eine ihm eigenthümliche, specielle Function, die histologisch und physiologisch dem Gewebe eine charakteristische Bedeutung giebt.

Soll der Pericykel der Stengelorgane hierin dem Wurzelpericambium ähnlich sein, dann müssen die normalen Seitenorgane der Stengel, Zweige und Blätter ebenfalls im Pericykel entstehen; nur dann wäre eine Uebereinstimmung vorhanden. Dies ist aber nie der Fall. Die Seitenorgane der Stengel entstehen stets im Cambium im innigsten Zusammenhang mit dem Gefässbündelsystem.

Das Vorhandensein und die Entstehungsweise von Adventivwurzeln bei freien oberirdischen Stengeln ist anormal und deshalb für die Bestimmung der gewöhnlichen Bedeutung und Aufgabe eines Gewebes nicht verwerthbar.

4. Nicht mit derselben Allgemeinheit, wie für die Entstehung der Seitenwurzeln, ist das Pericambium auch der Ort für die Bildung des Korkes bei jenen Wurzeln, welche in den späteren Stadien ihrer Entwickelung einen solchen zeigen. Während bei den Monokotylenwurzeln der Kork stets in der Rinde sich bildet, ist bei den Dikotyledonen die pericambiale Entstehung die Regel. So wird bei diesen Pflanzen das Pericambium auch durch diese Thatsache charakterisirt.

In den Stengelorganen ist die Korkentstehung eine sehr verschiedene und in zahlreichen Fällen kennzeichnend für Familien und Gruppen, sodass Solereder diese Entstehungsmodificationen zur Systematik verwenden konnte.

Meistens entsteht der Kork in der Rinde. Bei etwa 140 Familien und Gruppen entwickelt er sich in der Nähe der Epidermis. 30 Gruppen bilden ihn tiefer in der primären Rinde, doch

bleibt es zweifelhaft, wohin die Bildungsstätte zu rechnen ist, ob zur Rinde oder zum Centralcylinder; etwa 50 Gruppen zeigen die Korkbildung in jener Zone, welche Solereder glaubt als Pericykel ansprechen zu können. Es muss auffallen, dass in so vielen Fällen der Ort der Korkentstehung als zweifelhaft bezeichnet wird. Diese Thatsache ist ein Beweis, mit welch' grossen Unsicherheiten die Uebertragung und Durchführung des Pericykel auf die Stengelorgane verbunden ist, wegen des Mangels eines nachweisbaren Grenzgewebes zwischen Rinde und Centralcylinder.

Aus allen diesen Fällen ist ersichtlich, dass der Pericykel der Stengelorgane durch Korkbildung vor dem übrigen Rindengewebe nicht ausgezeichnet ist, und dass er nicht als bevorzugte Bildungsstätte bezeichnet werden kann.

Unter den vier charakteristischen Merkmalen des Pericambiums der Wurzel findet sich nur das zweite in den Stengeln der Dikotyledonen bei einer geringeren Anzahl von Pflanzen vor und giebt dadurch dem entsprechenden Gewebe eine Aehnlichkeit mit diesem Pericambium. Es rechtfertigt unter diesem Gesichtspunkte die gleiche Benennung der beiden Gewebe in Wurzel und Stengel.

C. Genesis des Pericykel.

Die genetischen Verhältnisse liefern zweifellos einen werthvollen Beitrag für die richtige Auffassung der Differenzirungsproducte, sowohl der individuellen Ausbildung, als auch der Stammesentwickelung. Die Ontogenie und Phylogenie bilden die idealsten Grundlagen der Biologie, um von ihnen aus die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bauformen des Lebens zu verstehen, sie auf Gesetzmässigkeit des Werdeganges und Einheit des Ursprunges zurückzuführen. Die anderen üblichen Betrachtungsweisen, die topographisch-morphologische und die histologisch-physiologische sind stellvertretend und werden untergeordnet, sobald es gelingt, die genetische an ihre Stelle zu setzen.

Vorläufig jedoch ist der praktische Werth der beiden genannten genetischen Auffassungen sehr verschieden. Die Phylogenie hat trotz zahlreicher Versuche keine fassbare Gestalt annehmen und auf solidem wissenschaftlichem Boden kaum Fuss fassen können. Sie kann deshalb wohl als Ideal vorschweben, aber nicht die Grundlage für die Biologie bilden, solange sie selbst einer hinreichenden Grundlage entbehrt. Die ontogenetischen Erscheinungen jedoch, welche wir direct verfolgen können, haben eine grosse Bedeutung

erlangt für das Verständniss der Gewebe und ihrer Zusammengehörigkeit im fertigen Zustande. Dass dies in der Zoologie ausgiebiger der Fall gewesen und dadurch hier die ontogenetische Betrachtungsweise vorherrscht, hat seinen Grund in der reicheren inneren Differenzirung dieser Organismen; der pflanzliche Bau hat, bei oft mannigfaltiger äusserer Gliederung, eine einfache innere Differenzirung. Doch können zum Verständnisse dieser einfachen Verhältnisse die genetischen Beziehungen vieles beitragen.

In ontogenetischer Hinsicht nun ist das Pericambium ein primäres Differenzirungsproduct, ein Grundgewebe, welches dem übrigen Grundgewebe des Centralcylinders, dem Mark sofern solches vorhanden ist, und der parenchymatischen Hülle des Holztheiles gleichwerthig sich erweist. Es können deshalb diese drei Gewebe: Pericambium, Mark und Markstrahlen in der Wurzel als genetisch verwandt bezeichnet werden.

Morot hatte in seiner Specialarbeit die Genesis des Pericykel nicht ausdrücklich behandelt. Immerhin schimmerte in seinen Ausführungen die Ansicht durch, dass der Pericykel in den Stengeln ebenfalls entwickelungsgeschichtlich zum Marke und den Markstrahlen gehöre.

Demgegenüber ist zunächst hervorzuheben, dass Van Tieghem bei der Aufstellung und Einführung des Pericykels sich nicht von genetischen Gründen leiten liess. Er verwahrt sich ausdrücklich dagegen, die Frage der Entstehung damals berücksichtigt zu haben. Dies geht hervor aus der Replik, die er den Ausführungen D'Arbaumont's zu Theil werden liess, der die genetische Auffassung Morot's bekämpfte und den Pericykel eine Theorie nannte. Van Tieghem macht dazu die doppelte Bemerkung: „La première c'est que le péricycle n'est pas une théorie comme le dit M. D'Arbaumont, mais simplement un fait, au même titre que la moelle et les rayons médullaires. La seconde c'est qu'en exposant la définition du péricycle j'ai pris grand soin de ne considérer que l'état adulte de manière à la placer en dehors et au-dessus de la question d'origine, qui fait l'objet de la discussion présente“ [1]).

Was nun die Bedenken D'Arbaumont's betrifft, so stellt er der genetischen Ansicht Morot's eine völlig neue gegenüber. Nach seiner Untersuchung ist das Stengelorgan entwickelungsgeschichtlich

1) Bull. de la Soc. B. 1886, p. 152.

in drei Zonen zu zerlegen: 1. Rinde; 2. Bildungsring; 3. Centrales Meristem, oder Mark.

Unter Rinde versteht er die primäre Rinde. Die Bildungszone erstreckt sich von der Rindengrenze bis zum Mark und dieselbe differenzirt sich an der inneren Seite zu Leitbündeln, an der äusseren Seite zum Pericykel, welcher nur eine Vervollständigung des Bündelsystems ist. Holz, Cambium, Siebtheil und Pericykel sind ontogenetisch zusammengehörend und der Pericykel hat mit dem Mark ebenso wenig zu thun, wie mit der Rinde. Das Mark mit den Markstrahlen ist sein tissu conjonctif primordial, das Urmeristem; die Bildungszone hingegen stellt ein secundäres Gewebe dar, tissu formatif secondaire; während nun dieses sich vielgestaltig weiter differenzirt, bleibt jenes dauernd histologisch gleich.

Wenn man auf Querschnitten die Entwickelungsresultate vor sich sieht, so machen die Leitbündel mit den Bastanlagen durchaus den Eindruck einer bevorzugten Bildungszone, die sich ebenso sehr vom Mark, wie von dem Rindengewebe unterscheidet. Verfolgt man jedoch den ganzen Entstehungsvorgang von den ersten Differenzirungserscheinungen an, so finden sich im Grundparenchym keinerlei Anzeichen für die genannten Zonen. Leitbündel und Bast entstehen meistens zeitlich und lokal so unabhängig von einander, dass kein Merkmal genetischer Zusammengehörigkeit sich angeben lässt. Erst nach vollendeter Ausgestaltung muss man sagen, dass jene Zonen thatsächlich sehr entwickelungsfähig waren. Im Vegetationskegel sind sie nicht zu unterscheiden.

Morot erklärt in seiner Antwort auf die Einwände D'Arbaumont's: „Il faut se défier des conclusions tirées exclusivement de l'embryologénie“ [1]), hält aber seine eigne Anschauung in dieser Frage für zweifellos richtig und entwickelt sie in der oben angedeuteten Weise. Ausgehend von der Aufstellung Hanstein's über die ersten Differenzirungen des Vegetationskegels in Dermatogen, Periblem und Plerom bezeichnet er letzteres als seinen Centralcylinder. Derselbe zerfällt in Gefässbündel und Grundgewebe; das Grundgewebe gliedert sich durch die eingesenkten Bündel in Mark, Markstrahlen und Pericykel, und ist genetisch einheitlich und gleichwerthig. Diese Gewebe sind nicht geschieden und verschieden, und gehen unbestimmt in einander über. Der Pericykel ist nichts

1) l. c., p. 205.

anderes, als die Fortsetzung des Markes an der peripherischen Grenze der Leitbündel.

Angenommen, was aber nicht zugegeben wird, dass die Hanstein'sche Aufstellung allgemeine Gültigkeit besitzt für die Vegetationskegel der Phanerogamen, so wird dadurch die Anschauung Morot's keineswegs selbstverständlich. Innerhalb des Pleroms verhalten Mark und Peripherie sich keineswegs gleich. Während Mark und Markstrahlen stets dieselben histologischen Verhältnisse zeigen, ist die Peripherie des Centralcylinders überaus entwickelungsfähig und die Entwickelungsproducte differiren histologisch ebenso sehr vom Mark und den Markstrahlen, wie selbst die Leitbündel. Allerdings können genetisch verwandte Gewebe später bedeutende histologische Verschiedenheiten aufweisen, dann muss aber ihre genetische Zusammengehörigkeit vor dem Eintritt der Verschiedenheit erkennbar sein. Dies ist z. B. der Fall bei der Entwickelung von Leptom und Hadrom.

Uebrigens geht aus der Untersuchung über die Endodermis hervor, dass die Grenze zwischen Rinde und Centralcylinder gerade in den ersten Differenzirungsstadien nicht deutlich gezogen ist, und es wurde constatirt, dass die Rindengrenze sich allmählich erst ausbildet, oft recht spät. Dadurch ist es unmöglich die Grenze des Pleroms zu bestimmen.

Die Entwickelung des Pericykel, zumal des mechanischen Gewebes in demselben, zeigt, vom meristematischen Ursprung abgesehen, in keinem Stadium verwandtschaftliche Beziehungen zum Mark und den Markstrahlen. Die erste Differenzirung des Vegetationskegels in den Stengeln der Phanerogamen ist weniger topographisch, durch bestimmte Lagerung der Zellen, als vielmehr histologisch durch bestimmten Bau derselben charakterisirt.

Resultat:

1. Bei etwa 32 % der untersuchten Dikotyledonen liess sich mehr oder weniger gut eine Endodermis nachweisen und deshalb die Unterscheidung zwischen Rinde und Centralcylinder durchführen. Der sogenannte Pericykel ist hier durch seine Lage zwischen Rindengrenze und Gefässbündelring verwandt mit dem Pericambium der Wurzel. Histologisch, genetisch und als Bildungsstätte betrachtet, lassen sich zwischen Pericykel und Pericambium keine gemeinsamen Merkmale geltend machen.

2. Bei den Monokotyledonen, Coniferen und 68 % der untersuchten Dikotyledonen mangelt eine charakteristisch gekennzeichnete Rindengrenze. Der mechanische Ring bei den Monokotyledonen ist unter keinem Gesichtspunkte mit dem Pericambium verwandt.

Schluss:

Das Ideal der biologischen Wissenschaft ist: Dem Verständnisse des Lebens näher zu kommen. Die Anatomie tritt bei dieser Aufgabe in den Dienst der Physiologie und jene anotomische Methode ist die werthvollere, welche mehr geeignet ist das Verständniss für die Lebensbedeutung und Aufgabe einer Zelle, eines Gewebes, oder Organes zu vermitteln. Diese Methode kann nicht die topographisch-geometrische sein, welche den Organismus zerstückelt, sondern die histologisch-physiologische, welche die Structurverhältnisse der Bauformen des Lebens und ihre Combinationen nach dem Zwecke beurtheilt und bewerthet, welchen sie in den Lebensbedingungen und Functionen des Gesammtorganismus erfüllen. Nach dieser Methode betrachtet, erscheinen Pericambium in der Wurzel und Pericykel im Stengelorgane als völlig verschiedene Gewebe. Deshalb dürfte es entsprechender sein sie getrennt zu benennen: Den Ausdruck Pericambium für das bekannte Wurzelgewebe zu reserviren; den Pericykel aber als Collectivnamen für den Gewebecomplex zwischen Endodermis und Gefässbündelring in den Stengelorganen zu verwenden.

Diese Arbeit wurde im Botanischen Institute zu Berlin unternommen. Meinem hochverehrten Herrn Lehrer, Geheimrath Professor Dr. Schwendener, spreche ich für die freundliche Anregung zu dieser instructiven Arbeit und für die wohlwollende Leitung derselben an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt von *Alchemilla vulgaris*, geführt 7 cm unter der Vegetationsspitze. Bis zu 1 cm ist von dieser Endodermis noch nichts zu erkennen.

Fig. 2. *Lonicera vulgaris*, 6 cm unter der Vegetationsspitze. Die ersten 8 mm keine Endodermis.

Fig. 3. *Antirrhinum orontium*, 10 cm u. d. Sp.

Fig. 4. Dasselbe 1 cm u. d. Sp.

Fig. 5. *Origanum vulgare*, 12 cm u. d. Sp.

Fig. 6. *Calamintha clinopodium*, 16 cm u. d. Sp.

Fig. 7. Dasselbe 1 cm u. d. Sp.

Fig 8. *Galeopsis Tetrahit*, 12 cm u. d. Sp.

Fig. 9. Dasselbe 8 mm u. d. Sp.

Fig. 10 *Campanula rapunculoides*, 15 cm u. d. Sp.

Fig. 11. *Galium mollugo*, 10 cm u. d. Sp.

Fig. 12. *Artemisia vulgaris*, 8 cm u. d. Sp.

Fig. 13. *Aster Drumondi*, 10 cm u. d. Sp., *g* ist grünes, palissadenartiges Rindenparenchym.

Fig. 14. *Achillea Ptarmica*, 7 cm u. d. Sp.

Fig. 15. Dasselbe 1 cm u. d. Sp.

Ueber die Arten des Vorkommens von Eiweiss-Krystallen bei *Lathraea* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben.[1])

Von

E. Heinricher.

Die Entdeckung des Vorkommens von Zellkern-Krystallen wurde durch Radlkofer an *Lathraea Squamaria* gemacht und zunächst auf der Naturforscher-Versammlung zu Karlsruhe 1858 mitgetheilt[2]). In eingehender Weise behandelt den Gegenstand Radlkofer's Schrift „Ueber Krystalle proteïnartiger Körper, pflanzlichen und thierischen Ursprungs“[3]). In dieser für ihre Zeit ausgezeichneten Arbeit, die von gewissenhaftester Beobachtung Zeugniss giebt, werden insbesondere die chemischen Reactionen der Zellkern-

1) In kurzem Auszuge wurde der Inhalt vorliegender Untersuchung auf der 71. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in München (Abtheilung: Botanik) am 21. Sept. 1899 mitgetheilt.

2) Tageblatt der Naturforscher-Versammlung in Karlsruhe vom 19. u. 22. Sept. 1858, p. 27 u. 28.

3) Leipzig, Wilh. Engelmann, 1859. Ich benütze gern die Gelegenheit, hier richtig zu stellen, dass die vermeintlich von mir entdeckte Thatsache des Vorkommens unterirdischer, kleistogamer Blüthen bei *Lathraea Squamaria* (vgl. E. Heinricher: Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*, Ber. d. D. Botan. Ges., 1893, p. 16) schon von Radlkofer in der genannten Schrift mitgetheilt wurde. Es heisst dort p. 40: „Nicht selten finden sich an den unterirdischen Theilen der blühenden Achsen einzelne Blüthen, welche sich unter der Erde entwickeln und dort ihre Samen zur Reife bringen; oder es gelangen selbst da, wo die Erdoberfläche fester ist, ganze Inflorescenzachsen nie über den Boden, krümmen sich vielmehr mit ihrer Spitze wieder gegen den lockeren Grund zurück. Gleichwohl sind die Blüthen solcher Achsen in ihrer Entwickelung und Fruchtbarkeit nicht beeinträchtigt und unterscheiden sich von oberirdischen nur durch ihre Farblosigkeit.“ Von mir wurde erwähnt, dass von aus[illegible] Kleistogamie alle Uebergänge zu den oberirdischen, voll entwickelten [illegible]den sind.

Krystalle sehr eingehend erörtert, und die ausserordentliche Labilität dieser Gebilde, sowie die Schwierigkeit ihres Studiums, die sich aus jener ergiebt, gekennzeichnet.

Hebt Radlkofer als Zeugniss dieser Labilität hervor, dass die Zellkern-Krystalle während 20 Jahren übersehen wurden, während welcher *Lathraea* wiederholt Gegenstand embryologischer Untersuchungen war — mit welchen sich, wie bemerkt sein mag, unter andern ein so ausgezeichneter Beobachter wie Hofmeister befasste, so kann andererseits dem hinzugefügt werden, dass offenbar aus gleichen Gründen, auch nach Radlkofer, dieselben wiederholt vergeblich gesucht wurden. Zum Beleg citire ich nur den Ausspruch Hovelacque's[1]: „Nous n'avons pas retrouvé les cristalloïdes nucléaires signalés par M. Radlkofer. M. Krause[2]) ne les a pas constatés non plus.“

Meine vieljährige Beschäftigung mit *Lathraea*, deren monographische Bearbeitung ich vorbereite, liess mich auch das Vorkommen von Eiweiss-Krystallen bei *Squamaria* einer genaueren Verfolgung unterziehen, und ich möchte über die Ergebnisse derselben, die mir zum grösseren Theil schon seit mehreren Jahren bekannt sind, hier Mittheilung machen. Die bildliche Darstellung der bezüglichen Verhältnisse verursacht bedeutende Schwierigkeiten. Aus dem Späteren wird ersichtlich sein, dass durch Zeichnung kaum einigermassen objective Bilder zu erzielen sein dürften. In nicht zu ferner Zeit wird das hiesige botanische Institut über einen geeigneten mikrophotographischen Apparat verfügen, und falls dann gelungene Reproductionen der wichtigsten Präparate erzielt werden, sollen dieselben als Nachtrag veröffentlicht werden.

Es handelt sich hier zunächst um eine Ergänzung der Angaben Radlkofer's über die Verbreitung der Zellkern-Eiweisskrystalle in den Organen der *Lathraea*. Bei der Labilität dieser Gebilde, bei der schwierigeren Gewinnung der unterirdischen Theile, ist es nicht zu verwundern, dass Radlkofer diesbezüglich einiges entgangen sein mochte. Die genannten Schwierigkeiten sind auch Ursache der langen Verzögerung dieser meiner Mittheilung, weil ich von Jahr zu Jahr neues Material zu gewinnen und bessere Fixirungen zu erzielen bestrebt war, um so Lücken auszufüllen.

1) Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées, Paris, G. Masson, 1888, p. 551.

2) Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L. Inaugural-Dissertation, Breslau 1879.

Der Fortschritt war auch ein beständiger, aber kaum ein die aufgewandte Mühe und Zeit voll lohnender. Gleich sei hervorgehoben, dass das Vorkommen von Eiweiss-Krystallen bei *Lathraea Squamaria* sich nicht auf den Zellkern beschränkt, dass vielleicht verbreiteter und relativ leichter fixirbar freie Eiweiss-Krystalle im Plasmabelag der Zellen sind, die aber ob ihrer Kleinheit und der wenig ausgebildeten mikroskopischen Technik Radlkofer seiner Zeit unbedingt entgehen mussten, ferner dass Eiweiss-Krystalle sehr verbreitet in den Leukoplasten zu sein scheinen, die aber wegen der ganz besonders schwierig zu bewerkstelligenden Fixirung dem Studium ausserordentliche Hemmnisse in den Weg legen. Zwei dieser Vorkommen, die Zellkern-Eiweisskrystalle und die freien Eiweiss-Krystalle im Plasma, werden hier eingehender behandelt werden, während das Vorkommen in den Leukoplasten noch ergänzenden Studiums bedarf.

Beschaffung des Materials.

Fixirungs- und Untersuchungsmethode.

Die Untersuchung beschränkt sich im Wesen auf *Lathraea Squamaria*. Insoweit *L. Clandestina* und *L. Rhodopea* herangezogen wurden, soll dies am betreffenden Orte angeführt werden. Von Fixirungsmitteln wurde als das beste eine kalte concentrirte Lösung von Sublimat in Alkohol erkannt. Auch in siedendem solchen Sublimat-Alkohol gelingt die Fixirung gut, wo nicht quellende Stärke hindernd eingreift. Alle säurehaltigen Fixirungsmittel, sowie Einlegen in siedendes Wasser, versagen; auch Alkohol steht dem Sublimat-Alkohol jedenfalls nach. Uebrigens ist auch die Zugänglichkeit der Zellen für das Fixirungsmittel, wie erklärlich, sehr massgebend, sowie andererseits die Beschaffenheit des Zellinhalts, insbesondere offenbar des Zellsaftes. So fand ich bei *Lathraea Rhodopea* in den Stielzellen der mit einer vielzelligen Drüse abschliessenden, grossen Drüsenhaare des Kelches die Zellkern-Krystalle ganz gut erhalten, obwohl das aus Bulgarien bezogene Material in gewöhnlichen Spiritus eingelegt war. Ich habe ferner schon s. Z. darauf hingewiesen, dass ich am Alkoholmaterial, in den an Zellkern-Krystallen so reichen Geweben der Kapsel, bei *L. Squamaria* dieselben nie erhalten fand, während sie in den

Kapseln von *L. Clandestina* ganz gut erhalten vorgefunden wurden[1]).

Die Fixirung ganzer Pflanzen oder ganzer Pflanzenorgane wird überhaupt nur beim Zusammentreffen der oben namhaft gemachten günstigen Bedingungen, an ganz bestimmten Stellen, eventuell Erfolg haben. Bei der erkannten ausserordentlichen Empfindlichkeit und Desorganisirbarkeit der Eiweiss-Krystalle wird es sich daher empfehlen, nur kleine Stücke der zu untersuchenden Organe, die dem Fixirungsmittel ein möglichst rasches Eindringen gestatten, zu verwenden; es wurde dem entsprechend auch vorgegangen.

Bei den oberirdischen, leicht zugänglichen Organen sind die Fixirungen bei einiger Vorsicht nicht schwer in der geeigneten Weise zu erzielen. Anders steht es mit jener der unterirdischen. Bis man einen *Lathraea*-Stock ausgegraben hat, er in das Institut transportirt ist, seine Rhizome, Wurzeln und Haustorien ausgewaschen sind und freipräparirt vorliegen, haben Zerrungen, Druck und Quetschungen zahllose Wundstellen geschaffen, die im Verein mit dem vordringenden Wasser die Desorganisation der Krystalle bewirken. Man muss sich bei der Untersuchung derartigen fixirten Materials dessen stets bewusst bleiben, um nicht Trugschlüssen zu verfallen. Der mit dem Objecte Vertraute erkennt häufig die Anzeichen, dass Zellkern-Krystalle wohl vorhanden gewesen sein mussten, dass sie aber schon vor oder während der Fixirung der Desorganisation verfallen waren. Um diesen Uebelstand möglichst auszuschalten, wurde im letzten Frühjahre ein alter *Lathraea*-Stock ausgegraben, in unmittelbarer Nähe des Standortes freipräparirt, Stückchen einzelner Organe, aus verschiedenen Regionen entnommen, und sogleich in den Sublimat-Alkohol übertragen. Wo von diesem Material im Folgenden die Rede sein soll, wird dasselbe durch den Vermerk „loco natali fix." gekennzeichnet. Zur Würdigung der späteren Angaben sind einige Notizen über diesen Stock hier anzufügen. Der Stock wurde an einem für *Lathraea* verhältnissmässig ungünstigen, weil zu trockenen Standorte, am Spitzbüchel bei Mühlau, nächst Innsbruck, ausgegraben. Nur eine geringe Anzahl von *Lathraea*-Stöcken hat das Buschwerk jenes Terrains besiedelt; man erkennt, dass nur sehr spärlich neue

---

1) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea* (1. Mittheilung). Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl.; Bd. CI, Abth. I, 1892, Fussnote p. 30.

Pflanzen hier aufkommen. Der ausgegrabene Stock war offenbar sehr alt. Er hatte über 20 Inflorescenzsprosse. Für das Alter des Stockes spricht die ausserordentliche Stärke der Hauptwurzel; etwas unter der knolligen Anschwellung ihres an die Rhizombasis grenzenden Stückes zeigte sie einen Umfang von 4,5 cm. Die Triebe des Stockes erreichten aber trotz dessen gegenüber anderen Exemplaren nur eine geringe Länge. Sie maassen in den unterirdischen Partien, bis zum Ansatz des Inflorescenzsprosses höchstens 30 cm, sammt diesem etwa $^1/_2$ m. Dies ist wohl in dem durch die Trockenheit des Standortes retardirten Wachsthum begründet. Da am Standorte nur eine Humusschicht von etwa $^1/_3$ m sich findet, unterhalb aber ein Wasser durchlässiges Geröll liegt, bleibt die Pflanze mit allen ihren Organen in der Humusschicht, in der auch die Wurzeln der Wirthssträucher hauptsächlich verbleiben, so dass der Parasit hier aussergewöhnlich hoch im Boden sitzt. Das Terrain liegt ferner gegen Süden, der Humus muss zeitweilig sehr austrocknen, was das langsame Wachsthum der *Lathraea* hier zur Folge hat, wenn unter solchen Umständen ein Keimling die Fährlichkeiten seiner ersten Entwickelungsjahre überhaupt überwunden hat. Damit stimmt auch überein, dass in dem mächtigen Erdballen, beim Freipräpariren nur eine einzige, schätzungsweise ca. dreijährige Keimpflanze gefunden wurde. Bedenkt man die Tausende von Samen, welche der alte Stock — ohne Zweifel durch Decennien — ausgestreut hat, so wirft das ein Streiflicht auf die Ungunst der Verhältnisse, welche dem Aufkommen der *Lathraea* an dieser Localität entgegenwirken. Beim Freipräpariren von *Lathraea*-Stöcken an feuchten Standorten wurden sonst doch stets viel reichlicher Keimpflanzen gefunden; in einem faustgrossen Erdklumpen allein einmal nahe an ein Dutzend.

Das fixirte Material wurde in Paraffin eingebettet, und mit dem Mikrotom geschnitten. Schnittdicke 3—5 μ. Zur Färbung der Krystalle wurde mit vollem Erfolg die von Zimmermann [1]) angegebene Methode befolgt und entweder nur Säurefuchsin, oder, zur Doppelfärbung, Säurefuchsin und Hämatoxylin verwendet.

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Heft 2, Tübingen 1894. „Ueber Proteïnkrystalloide II“, p. 117 u. f.

Die Zellkern-Eiweisskrystalle.

Radlkofer wies die Zellkern-Eiweisskrystalle nahezu in sämmtlichen Theilen des blühenden Sprosses nach. Insbesondere die Blüthentheile: Kelch, Krone, Staubblätter, das Nectarium und die Carpelle sind an ihnen reich. Die grössten Zellkerne und massenhaft Krystalle in denselben enthalten die äusserste Zelllage der Samenknospen und das mächtige placentare Schwellgewebe. Blüthenstielchen, Bracteen, die Inflorescenzachse, bis hinab zu den unterirdischen Schuppen des Inflorescenzsprosses wurden auch von Radlkofer als Zellkern-Krystalle führend nachgewiesen.

Hingegen sagt Radlkofer: „Die Blätter der unterirdischen, nicht zur Blüthenbildung gelangten Achsen und diese selbst enthalten keine Krystalle in ihren Zellkernen. Ihre Zellen sind reich mit verschiedenartig geformten, rundlichen und ovalen Amylumkörnern angefüllt, die Kerne nur da und dort zwischen denselben aufzufinden."

Schon vor Jahren hatte ich in jüngeren, nicht blühenden *Lathraea*-Trieben ebenfalls Zellkern-Eiweisskrystalle beobachtet. Dies, die Kenntniss der ausserordentlichen Labilität der Gebilde, und der inzwischen von Zimmermann[1]) gebrachte Nachweis der ausserordentlichen Verbreitung der Zellkern-Krystalle bei den Rhinanthaceen (Radlkofer waren sie bei den geprüften *Alectorolophus*- und *Melampyrum*-Arten entgangen[2]), drängte zur Vermuthung, dass auch bei *Lathraea* die Zellkern-Krystalle sehr verbreitete und charakteristische Bildungen seien. Die daraufhin angestellten Untersuchungen hatten folgende Ergebnisse, die ich nach den einzelnen untersuchten Theilen darstelle.

Vegetationspunkte.

In allen untersuchten Triebspitzen und den ansitzenden Blättern sind Zellkern-Krystalle nachzuweisen. Nur das Urmeristem des Vegetationspunktes und die jüngsten Blattanlagen enthalten in ihren grossen Zellkernen keine Krystalle. Sie treten aber in der Achse in einer Entfernung von 0,5 mm hinter der Kuppe des Vegetations-

1) l. c.
2) l. c., p. 41.

punktes auf und waren durch die ganze Länge der bis 4,5 mm langen, geschnittenen Sprossstücke zu verfolgen.

Stamm. In jüngeren Achsentheilen, von 4 mm Durchmesser, und mit differenzirtem Gefässbündelkreis, waren in der Epidermis, in den grossen Rindenzellen, ebenso im Mark, besonders in den dem Gefässbündelring angrenzenden Zellpartien, die Zellkern-Eiweisskrystalle beinahe durchgehends vorhanden. Mangelhafte Fixirung war aber wiederholt erkennbar. Diese wurde an grösseren Sprossstücken immer bemerkbarer; so wurden in einem solchen von $5^1/_2$ mm Durchmesser Krystalle nur in einzelnen Kernen angetroffen, während die Spuren ihrer Anwesenheit bezw. ihrer stattgefundenen Desorganisation in den meisten Parenchym-Zellen nachzuweisen waren. Mit der Vergrösserung der Zellen und der Zunahme des Saftraumes scheint sich ihre Fixirung immer schwieriger zu gestalten.

In älteren Sprossstücken mit einem Durchmesser von 1 cm und darüber wurden Zellkern-Krystalle nie nachgewiesen.

Blatt. In den embryonalen Blatthöckern wurden, wie erwähnt, Zellkern-Krystalle nicht beobachtet. Sie finden sich aber meist in jenen noch recht jungen Blättern, welche die erste Anlage der Höhlen zeigen — und zwar schon vor der Differenzirung der bekannten beiden Drüsentypen, welche diese Höhlungen später bekleiden. Alle Kerne der Epidermiszellen der morphologischen Blattoberseite und der grossen darunter liegenden Parenchymzellen enthalten sie. Spärlicher werden sie in dem kleinkernigeren Parenchym unter den Höhlen, doch wurden sie wiederholt auch hier bis in die subepidermale, ausnahmsweise bis in die epidermale Zelllage verfolgt. Nie —, und dies stimmt mit Angaben überein, welche Radlkofer von den unterirdischen Schuppen der Inflorescenzachse macht, konnten sie in den Trichomen der Höhlen, in Stiel- und Schilddrüsen, beobachtet werden.

Im jugendlichen, noch in Wachsthum und Differenzirung begriffenen Blatte sind die Eiweiss-Krystalle klein und in spärlicher Zahl in den Kernen vorhanden. Mit dem Wachsthum des Blattes nimmt ihre Zahl und Grösse zu.

Ausgewachsenes Blatt, ansitzend an einem Spross von 4 mm Durchmesser. In allen Zellen der oberseitigen Epidermis Zellkern-Krystalle vorhanden; ebenso in den darunter liegenden, grossen Parenchymzellen. Spärlich werden sie im Parenchym gegen die Höhlen; in einer epidermalen Zelle einer solchen eines beobachtet.

Blatt 10 cm hinter der Basis des Inflorescenzsprosses, jedenfalls über ein Jahr alt, loco natali fix. In der Nähe des Anschnittes des verwendeten Blattstückes Zellkern-Krystalle erhalten.

Alte Rhizomschuppe, nahe der Basis des Rhizoms, loco natali fix. Das Blatt ist wohl mehrere Decennien alt. Die Zellen erscheinen vollkommen entleert; die Kerne nehmen nahezu keinen Farbstoff auf, Plasma kaum bemerkbar. Zellkern-Krystalle durchaus fehlend. — Solche alte Rhizomschuppen sind zumeist gar nicht schneidbar, wegen der weitvorgeschrittenen Verkalkung. Das Mikrotom liefert oft nur mehr eine unbrauchbare, pulverige Masse. Nicht nur liegen die bekannten Kalkconcretionen in den Höhlen. sondern auch die Membranen sind alle verkalkt. Es gelingt eine solche Schuppe unter wesentlicher Erhaltung der Form, bei geringer Volumabnahme, zu veraschen.

Wurzel. In den Wurzeln gelang der Nachweis von Zellkern-Krystallen nur in der Rinde der Hauptwurzel eines Keimlings von *Squamaria*. In älteren Wurzeln (bis 5,5 mm Durchmesser) wurde vergeblich darnach gesucht. Verdächtig waren die Kerne der peripheren Rindenzellen einer loco natali fix. Wurzel von 1 mm Querschnitt; sie machten den Eindruck, als ob Krystalle in den Kernen vorhanden gewesen, aber nicht fixirt worden wären.

Haustorien. Auch in den Haustorien glückte es nur an einem, mit siedendem Sublimat-Alkohol fixirten, mehrfach in Zellen der Rinde Zellkern-Krystalle nachzuweisen. An einem von der Wirthswurzel abgetrennten (also mit abgerissenem Haustorialfortsatz) färbten sich die Kerne in der Nähe der Ansatzfläche auffallend stark, was auf die in ihnen vorhanden gewesenen, aber verquollenen Zellkern-Krystalle deutet. Die Haustorien sind ein für den Nachweis der Zellkern-Krystalle, bei Berücksichtigung der Empfindlichkeit dieser, gewiss sehr ungünstiges Object. Ein grosser Theil bricht von der Wirthswurzel während der Präparation und des Auswaschens ab. Durch die Rissstelle dringt in den Haustorialknopf Wasser ein, wodurch die Bedingungen zur Desorganisation der Eiweiss-Krystalle gegeben sind. Bei nicht abgerissenen, in toto sammt dem Wirthswurzelstück fixirten Haustorien scheint aber das Eindringen des Fixirungsmittels zu langsam zu erfolgen, um häufiger einen guten Erfolg erzielen zu lassen.

Keimlinge. In einem Keimlinge von *Lathraea Squamaria*, dessen Alter ich auf ca. $1^1/_2$ Monate schätze, fanden sich Zellkern-

Krystalle in allen Organen. Wieder war der Vegetationspunkt, soweit das embryonale Gewebe reicht, krystallfrei; nach rückwärts im Stengel fanden sie sich in den den Gefässbündeln angrenzenden Rindenzellen; im Hypokotyl, in Epidermis- und Rindenzellen. Das erste Blattpaar nach den Kotyledonen führte sie zahlreich, im nächst höheren Schuppenpaar waren sie ganz allgemein zu finden. Ebenso fanden sie sich in der Epidermis und in einigen peripheren Zellen der Wurzelrinde, während in andern Anzeichen ihrer stattgefundenen Desorganisation vorlagen.

Im April dieses Jahres fixirte ich ferner einen auf den Wurzeln von *Cupressus elegans* erwachsenen, jungen Keimling von *L. Clandestina*[1]). Auch in diesem wurden Zellkern-Krystalle beobachtet. Im Stengelchen, in der Epidermis und den peripheren Rindenlagen, im embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes fehlten sie; hingegen fanden sich einige in relativ recht jungen Blattanlagen, in solchen, in welchen die bekannte Umkippung der apicalen Hälfte noch gar nicht vollzogen war. Reicher traten sie in den Blättern mit beginnender Differenzirung der Höhlen auf.

Ueberblicken wir das Mitgetheilte, so ergiebt sich, dass Zellkern-Eiweisskrystalle in der That in allen Organen von *Lathraea Squamaria* nachgewiesen werden konnten, wenn auch für Wurzeln und Haustorium die Belege etwas bescheiden ausgefallen sind.

Dieser Mangel ist meiner Ansicht nach wesentlich auf die Schwierigkeiten zurückzuführen, welche das Object einerseits, andererseits die Materialgewinnung mit sich bringen. Ich vermuthe, dass in Wirklichkeit die Zellkern-Krystalle ein noch verbreiteteres Vorkommen besitzen. So zweifle ich, ob sie in der Samenknospe in der That nur auf die äusserste Zelllage beschränkt sind, ob sie dem Endosperm-[2]) und überhaupt den Embryosackkernen, ob sie den Drüsenzellen in den Blatthöhlen absolut fehlen. Es scheint

1) In der Abhandlung „Die Keimung von *Lathraea*" (Ber. d. D. Botan. Ges., 1894, Generalversammlungsheft) hatte ich nur nachgewiesen, dass die Samen von *Lathraea Clandestina* durch verschiedene Laubhölzer zur Keimung angeregt werden. Ob dies auch durch andere Pflanzen, wie Gräser, ein- oder zweijährige Kräuter, durch Coniferen geschieht, musste ich damals offen lassen. Spätere, unveröffentlichte Versuche zeigten, dass die Keimung auch zwischen den Wurzeln verschiedener Gräser und Coniferen vor sich gehen kann. Eingehendere Mittheilung soll die geplante Monographie der Gattung *Lathraea* bringen.

2) Radlkofer, l. c., p. 147.

mir, dass so wie ein grosser Zellsaftraum ihre Fixirung erschwert, dies auch durch ein zu dichtes Protoplasma bewirkt wird[1]).

Ein gewisses Interesse und einige Bedeutung dürfte der Nachweis haben, dass die Zellkern-Krystalle schon in nächster Nähe des Vegetationspunktes auftreten, in den sehr jungen Organen bald nach Ueberwindung der ersten Embryonal-Stadien allgemein vorhanden sind, wie dies eben die Untersuchung der Vegetationspunkte und der jungen Keimpflanzen ergab. Eine Bedeutung insofern, als diese Thatsachen mir einigermaassen über die physiologische Leistung, welche den Zellkern-Eiweisskrystallen zufällt, Licht zu verbreiten scheinen. Radlkofer[2]) zieht am Ende seiner Abhandlung den Schluss, „dass die Zellkern-Krystalle nicht, wie das Aleuron, als Reservestoff gelten können, indem die Zellen, in welchen sie enthalten sind, unter den Erscheinungen der Verwesung absterben, und die Substanz der Krystalle, gleich wie der übrigen Theile des Kerns und die sonstigen Proteïnstoffe der Zellen an der Samenoberfläche und in den blühenden Pflanzentheilen überhaupt keinem andern Pflanzentheil, weder in einer folgenden, noch in derselben Vegetationsperiode zugute zu kommen scheinen". Es ist richtig, dass die riesigen Kerne der äussersten Testaschicht bis zur Reife ihre massenhaften Zellkern-Krystalle behalten. Aber muss denn ein Verschwinden Platz greifen? Wenn die Pflanze kräftig ernährt, schon Reservematerial genügend in den Samen transportirt hat, ist ein zu haushälterisches Gebahren nicht zu erwarten. Wie handelt der homo sapiens oft verschwenderisch, so lange ihm Nahrungsmittel und der nervus rerum reichlich zu Gebote stehen! Eine wichtigere Function muss, glaube ich, den Zellkern-Krystallen beschieden sein, denn zu einer Ablagerungsstätte für ein Abfallsproduct des Stoffwechsels scheint mir vor allem der Zellkern nicht der Ort zu sein, abgesehen davon, dass andererseits auch Proteïnstoffe, und die Reactionen solcher zeigen ja nach übereinstimmender Angabe der Forscher die Zellkern-Krystalle, als Abfallsproduct schwer verständlich werden. Dazu kommt nun noch ihr Auftreten in nächster Nähe des Vegetationspunktes, in den unausgewachsenen jugendlichen Organen

1) So sind die Zellen des Nectariums durch ein sehr dichtes Plasma ausgezeichnet und gelingt es in diesen schwer, Zellkern-Krystalle nachzuweisen. Mit besonderer Vorsicht fixirte Nectarium-Stücke haben aber zum Nachweis der Zellkern-Eiweisskrystalle auch in den Zellen dieses Organs geführt.

2) Radlkofer, l. c., p. 147.

dieses und der Keimpflanzen, ihr stetes Vorkommen in den lebenskräftigsten Perioden der Stamm- und Blattgebilde.

Lathraea mit ihrer unterirdischen Lebensweise ist bei den Schwierigkeiten, welche ihre Aufzucht bietet, gewiss kein Object, um der Frage nach der Function der Zellkern-Eiweisskrystalle experimentell näher zu treten. Doch haben wir in dem Vorkommen der Zellkern-Eiweisskrystalle, in wie es scheint allen halbparasitischen grünen Rhinanthaceen, die Möglichkeit gegeben, durch variirte Kultur zur Lösung dieser Frage mehr minder entscheidend beizutragen. Eine derartige Untersuchung ist in meinem Institute in Angriff genommen.

Schon liegen ja in Mittheilungen von Leitgeb[1]) und Zimmermann[2]) die ersten Hinweise vor, dass die Proteinkrystalle wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, und eine experimentelle Untersuchung, mit interessanten Ergebnissen im Sinne der gleichen Auffassung, haben wir Stock[3]) zu verdanken. Immerhin wird es nicht werthlos sein, neue Beiträge zur Beleuchtung der Frage nach der Function der Zellkern-Krystalle beizubringen.

Die freien Plasma-Eiweisskrystalle.

Mehr Interesse verdienen vielleicht die folgenden Mittheilungen über Eiweiss-Krystalle im Protoplasma, als es sich hierbei um Verhältnisse handelt, welche, wie ich meine, in ihrer Art neu und sehr lehrreich sind. Schon an anderer Stelle habe ich selbst eine Notiz „über Krystalloide ausserhalb des Zellkerns bei *Lathraea Squamaria L.*"[4]) veröffentlicht. Ich fand solche in den Oberhautzellen der Blumenkrone; wie die Fig 11, Taf. II. l. c. zeigt, handelte es sich in diesem Falle um ziemlich grosse Krystalle, denn die betreffende Abbildung ist bei nur 310 facher Vergrösserung gezeichnet.

---

1) Protein-Krystalle in Zellkernen. Mitth. des bot. Inst. zu Graz, H. 1, p. 115 (für *Pinguicula* und *Galtonia*).

2) Ueber die Protein-Krystalle I. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, H. 1, p 54 (für *Polypodium ireoides*).

3) Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle, Tübinger Dissertation, Breslau 1892 (Experimente insbesondere mit *Achyranthes Verschaffelti*, *Veronica Chamaedrys*, *Rivina humilis* und *Syringa vulgaris*).

4) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea* (1. Mittheilung) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss in Wien, Mathem.-naturw. Classe; Bd. CI, Abth. 1, 1892, p. 42.

Wie ich nun weiss, sind so grosse, freie Eiweiss-Krystalle bei *Squamaria* nur ein seltener Ausnahmsfall, hingegen sind freie Krystalle von ausserordentlicher Kleinheit sehr verbreitet, und diese Kleinheit so wie mangelhafte Fixirung und das Unterlassen geeigneter Tinction, sind die leicht begreifbaren Ursachen, dass sie bisher der Beobachtung entgingen.

Stock[1]) sagt in der angezogenen Arbeit: „Abgesehen von den Proteïnkrystallen der Aleuronkörner kann man nach dem Orte ihres Auftretens vier Arten von Proteïnkrystallen unterscheiden, nämlich die der Zellkerne, der Chromatophoren, des Cytoplasma's und des Zellsaftes. Die letzteren beiden Arten sind in den meisten Fällen schwer zu unterscheiden. In den bisher genauer untersuchten Fällen lagen jedoch die ausserhalb der Zellkerne und der Chromatophoren befindlichen Proteïnkrystalle, mit Ausnahme derer in der Kartoffel, innerhalb des Zellsaftes, und so sollen denn auch im Folgenden alle diejenigen Proteïnkrystalle, welche nicht innerhalb des Zellkerns oder der Chromatophoren liegen, kurzweg als Zellsaftkrystalle bezeichnet werden." Die zu besprechenden Eiweisskrystalle bei *Squamaria* liegen aber entschieden im Plasmaschlauch und den Plasmasträngen eingebettet, weshalb ich sie auch als Plasma-Eiweisskrystalle bezeichne[2]). Ihre Grösse ist ausserordentlich gering; sie erscheinen als quadratische oder rhombische Plättchen, dürften selten über 1 μ Seitenlänge erreichen, bleiben aber häufiger beträchtlich unter dieser Maassangabe. Die grössten kann man als Kryställchen erkennen bei 750 facher Vergrösserung, besonders wenn man ein entsprechendes Präparat früher schon bei stärkerer Vergrösserung beobachtet hat, in der Regel aber wird man sie bei Vergrösserungen unter 1000, 1500 nicht zu unterscheiden vermögen.

Die Untersuchung, welche, wie erklärlich, mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft ist, wurde daher auch ausschliesslich mit dem Zeiss'schen Apochromat-Objective für homogene Immersion 2,0 mm, Apert. 1,30 unter Anwendung des Abbe'schen Beleuchtungs-Apparates durchgeführt. Die Fixirung wurde stets durch Sublimat-Alkohol, die Färbung mit Säurefuchsin, in gleicher Weise wie die

---

1) l. c., p. 7.

2) Die Literatur über Cytoplasma- und Zellsaft-Eiweisskrystalle wird hier nicht besonders angeführt. In ziemlicher Vollständigkeit findet sie sich in der Arbeit meines Schülers Giuseppe Amadei „Ueber spindelförmige Eiweisskörper in der Familie der Balsamineen" (Separat-Abdruck aus „Botan. Centralbl." Bd. LXXIII, 1898, p. 2 u. f. aufgeführt.

der Zellkern-Krystalle, vorgenommen. Die Fixirung der Plasma-Eiweiss-Krystalle gelingt, wie es scheint, leichter als die jener, was in der rascheren Einwirkung des Fixirungsmittels auf die im Primordialschlauch eingebetteten Krystalle begründet sein dürfte, wobei auflösende Einwirkungen des Zellsaftes mehr oder minder ausgeschlossen erscheinen. Die Beobachtungen erheischen verständlicher Weise gutes Licht.

Erreichen nach dem früher Gesagten auch die grössten Plasma-Eiweiss-Krystalle bei *Squamaria* in ihrer Seitenlänge nicht einmal die Länge eines Tuberkel-Bacillus (2—4 μ), während die kleineren mit der Breite eines solchen häufiger übereinstimmen dürften, so ist hierfür ihre Zahl in der Zelle eine um so beträchtlichere.

Bei gleicher Einstellung wird man zwar stets nur einiger weniger gewahr, einer grösseren Zahl nur, wenn wir eine Partie des Plasmaschlauches in Flächenansicht betrachten; aber jede Aenderung der Einstellung bringt auch wieder neue Krystalle zu deutlicher Ansicht. So dürfte sich ihre Zahl auf hundert, in grossen Zellen oft wahrscheinlich auf Hunderte belaufen. Grössenunterschiede zwischen den Krystallen einer Zelle sind meist zu beobachten. Von den grössten finden sich Uebergänge zu kleineren, deren quadratische Umgrenzung noch scharf hervortritt, und offenbar kleinsten, die als Kryställchen nicht direct erkannt, wohl aber durch ihre leuchtend-rothe Färbung, welche ihnen das Säurefuchsin ertheilt, mit vieler Wahrscheinlichkeit erschlossen werden.

Im Nachstehenden sollen nun über die Verbreitung dieser Plasma-Eiweisskrystalle einige Angaben folgen.

Vegetationspunkte und Stamm.

1. In den Zellen des Urmeristems wurden im Plasma Eiweiss-Kryställchen nicht beobachtet, hingegen am jungen Spross, 4—5 mm hinter der Vegetationskuppe. Hier sind die Gefässbündel bereits differenzirt. Im Mark, in der Rinde, in der Epidermis wurden Plasma-Eiweisskrystalle in wechselnder Grösse und Zahl gefunden. Auch wurde festgestellt, dass sie in denselben Zellen vorkommen, die gleichzeitig Zellkern-Krystalle führen. Zimmermann[1]) hat nämlich in seinen Untersuchungen hervorgehoben, dass niemals Zellkern-Eiweisskrystalle und freie Eiweiss-Krystalle im Zellsaft

1) „Ueber die Proteïnkrystalloide" I, p. 64.

(oder Plasma) gleichzeitig vorkommen. Auch ich habe bei der Bekanntgabe der p. 38 erwähnten, zuerst beobachteten freien, grossen Krystalle in der Epidermis der Blumenkrone von *Squamaria* betont, Zellkern-Krystalle in den betreffenden Zellen nicht gefunden zu haben und schloss mich Zimmermann's Auffassung an. Meine neueren Befunde corrigiren aber mehrfach diese Anschauung, wie sie auch durch den interessanten experimentellen Versuch Stock's schon widerlegt worden ist, in welchem er zeigte, dass bei Kultur von Eiweiss-Krystalle führenden Pflanzen in Ca-freien Nährlösungen eine Häufung und Ansammlung von Proteïn-Krystallen stattfinde. So erhielt er bei *Rivina humilis*, die in der Regel nur Zellkern-Krystalle führt, im ganzen Blatte auch spindelförmige Zellsaft-Krystalle, und bei *Veronica Chamaedrys*, welche für gewöhnlich ebenfalls nur Zellkern-Krystalle zeigt, bei Calciummangel auch innerhalb der Chromatophoren Proteïn-Krystalle [1]).

2. Rhizom von 5,5 mm Durchmesser. Im Holzparenchym grosse Plasma-Eiweisskrystalle.

3. Aelteres Rhizom fixirt mit siedender, concentrirter Lösung von Sublimat in Alkohol, mit einem Durchmesser von 8 mm. Im Marke Plasma-Eiweisskrystalle ziemlich häufig, ebenso im Holzparenchym. Hier kleiner als am ersten Orte, dafür wieder grössere in der Rinde.

4. Rhizom, loco natali fix.; Scheibe entnommen 10 cm hinter der Basis des Inflorescenzsprosses. In der Rinde relativ grosse Plasma-Eiweisskrystalle.

5. Sehr altes Rhizomstück, entnommen 24 cm hinter der Basis des Inflorescenzsprosses, loco natali fix.; Zellen im Allgemeinen sehr inhaltsarm, aber in jenen der Cambialregion noch ziemlich häufig Plasma-Eiweisskrystalle.

Blatt.

1. Junges Blatt, nahe dem Vegetationspunkt, Höhlen zum Theil schon differenzirt. Massenhaft Plasma-Eiweisskrystalle in den Zellen.

2. Ausgewachsene Schuppe, entnommen einem Rhizom von 5,5 mm Querschnitt. Plasma-Eiweisskrystalle in den peripherischen Zellschichten des Blattes.

---

1) l. c., p. 24.

3. Aeltere Schuppe, fixirt mit siedender, concentrirter Lösung von Sublimat in Alkohol. Relativ grosse, freie Eiweiss-Krystalle in den Zellschichten um die Höhlen.

4. Alte Rhizomschuppe, beinahe aller Stärke baar. Plasma-Eiweisskrystalle zahlreich vorhanden.

5. Rhizomschuppen, entnommen 10 cm hinter der Basis des Inflorescenzsprosses, loco natali fix. In dem grosszelligen Parenchym Plasma-Eiweisskrystalle.

6. Schuppe, entnommen etwas oberhalb der Basis des Rhizoms des erwähnten alten Stockes, loco natali fix.; Zellen ganz entleert, auch keine Plasma-Eiweisskrystalle.

Wurzel.

1. Wurzel von ca. 1 mm Querschnitt. In der Rinde ziemlich grosse Plasma-Eiweisskrystalle reichlich.

2. Wurzel von 1,75—2,0 mm Querschnitt. Befund wie bei 1.

3. Stücke einer Wurzel von 2,5 mm Querschnitt, loco natali fix. Viele und grosse Plasma-Eiweisskrystalle.

4. Wurzel von 4 mm Durchmesser; Plasma-Eiweisskrystalle in der Rinde, im Holzparenchym.

5. Loco natali fix. Wurzelstück mit dem Durchmesser von 5,5 mm. Kleine Plasma-Eiweisskrystalle in der Rinde, nur die grössten als Kryställchen unterscheidbar.

Haustorium.

1. Haustorium geschnitten sammt der Wirthswurzel. In der Rinde, unter dem Tracheïdenkopf[1]), auch im Plasma der peripheren Zellen des Haustorialfortsatzes grosse Plasma-Eiweisskrystalle zahlreich.

2. Drei grössere und vollkommen differenzirte, von der Wirthswurzel abgelöste Haustorien (also Haustorialknöpfe) loco natali fix. An den von diesen gewonnenen Schnittserien wurden an allen in der Rinde, besonders in der Nähe der Ansatzfläche der Haustorialknöpfe, sehr zahlreiche und relativ grosse Plasma-Eiweisskrystalle nachgewiesen.

---

1) Vergl. die Terminologie in meiner Arbeit: Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *L. Squamaria* L.), Breslau 1895, J. H. Kern's Verlag, p. 9 u. f.

Blüthe.

Der blühende Spross wurde weniger sorgfältig auf das Vorkommen von Plasma-Eiweisskrystallen geprüft, doch ist kaum zu zweifeln, dass sie auch in diesem allgemein verbreitet sind. In einem untersuchten, halb herangewachsenen Fruchtknoten fanden sie sich massenhaft in den Placenten und in der Fruchtknotenwandung; besonders zahlreich waren sie in der Nähe der Gefässbündel und der Fruchtknoten-Epidermis.

Fassen wir die Untersuchungsergebnisse über die Plasma-Eiweisskrystalle zusammen, so sehen wir, dass auch sie in allen Organen nachgewiesen werden konnten und zum mindesten ebenso verbreitete Bildungen in den Zellen von *Lathraea Squamaria* sind als die Zellkern-Eiweisskrystalle.

Dass auch diese Eiweiss-Krystalle eine Rolle im Stoffwechsel spielen dürften, darauf scheint mir die Thatsache hinzuweisen, dass sie nur in sehr alten Organen (alte Rhizomschuppe) gar nicht nachgewiesen werden können, oder doch hier nur in beschränkter Zahl und in bestimmten Zellenzügen gefunden werden. So erscheint es von Belang, dass an den Schnitten durch ein sehr altes Rhizomstück die Plasma-Eiweisskrystalle auf die cambiale Region, also die nächste Nähe der Leitbahn der Eiweissstoffe, beschränkt waren.

Noch sind zwei Punkte zu berühren. Es werden vielleicht die Fragen aufgeworfen, erstens: „. . . ja, sind diese Plasma-Eiweisskrystalle auch wirklich in der lebenden Zelle existirend, sind es nicht Artefacte?“, und zweitens, „gesetzt den Fall, die Kryställchen sind im Leben der Zelle vorhanden, was beweist ihre Eiweissnatur?“

Den ersten Einwurf habe ich mir selbst gemacht und versucht einiges zu seiner Bekämpfung beizubringen. Dass es sich in den Kryställchen nicht um Ausfällungen handeln kann, die durch die verwendeten Fixirungs- und Tinctionsmittel entstehen, scheint mir aus Folgendem hervorzugehen:

1. Ich behandelte Organe verschiedener anderer Pflanzen in genau gleicher Weise wie jene von *Lathraea*. Plasma-Eiweisskrystalle kamen bei diesen nie zum Vorschein[1]). Ja sie scheinen

---

1) Das zeigt allerdings nur, dass die Kryställchen nicht ein Product der Wechselwirkung zwischen den verwendeten Reagentien sind. Die Möglichkeit, dass gerade im Plasma der *Lathraea Squamaria* ein Stoff vorkäme, der bei Verwendung der betreffenden Reagentien in Krystallform ausfiele, wäre trotzdem zuzugestehen.

auch innerhalb der Rhinanthaceen nicht jene grosse Verbreitung zu besitzen, welche den Zellkern-Eiweisskrystallen zukommt. Zwei meiner Schüler arbeiten an histologischen Studien, denen Rhinanthaceen zu Grunde liegen. Trotz der gleichen Fixirungs- und Tinctionsmethoden wurden ähnliche Krystallbildungen im Plasma von ihnen nirgends gefunden. Wohl fand mein Assistent Dr. Bode, während seiner, demnächst zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchung, bei *Alectorolophus* Eiweisskrystalle im Plasma der Zellen des Embryos, allein diese Krystalle haben eine ganz andere Gestalt als diejenigen von *L. Squamaria*; sie erscheinen stäbchenförmig, sind also lange Prismen.

2. Eine Stütze für die Praeexistenz dieser Eiweisskryställchen im Plasma scheinen mir ferner die Zellkern-Eiweisskrystalle, die wir an der intacten, lebenden Zelle beobachten können, selbst zu bieten; wir kennen die Labilität dieser, ihr Verhalten gegen Reagentien, Verhältnisse, die alle schon durch Radlkofer eingehend studirt worden sind. Auch die Zellkern-Eiweisskrystalle verschwinden, wenn nicht ganz besondere Fixirungsverfahren eingehalten werden. Dass der Sublimat-Alkohol, der diese am besten fixirt, nun ähnliche Gebilde im Plasma auch fixire, ist ziemlich wahrscheinlich. Die kleineren Plasma-Eiweisskryställchen in der lebenden Zelle direct zu beobachten, halte ich allerdings für nahezu ausgeschlossen

Die Färbung trägt zu ihrer Hervorhebung ausserordentlich viel bei; ich sah das an mit Säurefuchsin gefärbten Präparaten, die durch längere Zeit der Sonne ausgesetzt gelegen und verblasst waren. Nur mit grösster Mühe konnte ich noch die grösseren Plasma-Eiweisskrystalle erkennen. Doch hege ich die Vermuthung, dass die relativ grossen Plasma-Eiweisskrystalle, die ich am Abschlusse meiner Untersuchungen in den Wurzeln von *Squamaria* fand, auch in der lebenden Zelle unterscheidbar sein werden; die Schwierigkeit dabei wird vorzüglich darin bestehen, genügend dünne Schnitte und doch einzelne intacte Zellen zu erhalten.

Soviel aber dürften meine Controllversuche beweisen, dass die Kryställchen nicht etwa krystallinisch ausgefällter Farbstoff sind. Auch wurde die Möglichkeit erwogen, ob die Kryställchen nicht der zum Aufkleben der Schnitte verwendeten Eiweisslösung entstammen könnten. Da sie aber nie ausserhalb der Zellen, in der Umgebung des Schnittes, auftreten, sondern stets im Plasma der Zellen, da sie ferner bei andern gleich behandelten Objecten, selbst in den Organen der mit *Lathraea* verwandten Rhinanthaceen. soweit solche untersucht wurden, fehlen, kann auch dieser Einwurf nicht bestehen.

Was die Eiweissnatur der Kryställchen anbetrifft, so wird diese allerdings wesentlich nur durch Analogieschlüsse begründet, denn zum Verfolg von Reactionen sind ja die Kryställchen, wie aus dem Vorausgehenden genugsam hervorgeht, zu klein. In erster Linie sprechen dafür: 1. Das Vorkommen im Plasma. 2. Dass sie nur nachweisbar sind an Material, das eine solche Fixirung erfahren hat, die auch zur Erhaltung der sicher aus Eiweiss bestehenden Zellkern-Krystalle führt. 3. Dass sie durch das gleiche Färbmittel und zwar in gleichem Farbenton färbbar sind, wie die Zellkern-Eiweisskrystalle [1]).

Das Auftreten und der Nachweis der zahlreichen und so kleinen Plasma-Eiweisskrystalle in den Geweben der *Lathraea Squamaria* erscheint mir deshalb besonders lehrreich, weil uns hier wieder so klar gezeigt wird, wie schwierig sich das Studium des Zellleibes gestaltet. Haben auch Fixirung und Färbung des Plasmas in vielen Fällen Artefacte erzeugt, wie A. Fischer in seinem jüngsten Werke [2]) überzeugend darlegt, und was für bestimmte Structuren, mehr oder weniger klar, schon so mancher Mikroskopiker geahnt haben wird, so sind für andere Bildungen Fixirung und Färbung doch mit Vortheil angewendet worden. Gerade die Eiweiss-Krystalle sind eine dieser Bildungen. Die kleinen Plasma-Eiweisskrystalle der *Lathraea Squamaria* würden ohne Fixirung und Färbung noch lange unerkannt geblieben sein, denn trotz der so weit gediehenen Vervollkommnung der Mikroskope und der hohen Vergrösserungen, welche sie bieten, versagen ihre Leistungen doch noch gegenüber den Anforderungen, welche die Enträthselung des feineren Aufbaues des Zellleibes erheischt, wenn ein genügend gefestigter Thatsachenboden an Stelle der vielfach vagen Speculation treten soll.

Wie eingangs erwähnt, kommen Eiweisskrystalle noch an dritter Stelle, nämlich als Einschlüsse der Leukoplasten vor. In vereinzelten Fällen habe ich solche unzweifelhaft fixirt erhalten; wahrscheinlich sind sie sehr verbreitet, doch ausserordentlich labil, weshalb sie noch Gegenstand besonderen Studiums sein müssen, ehe genauer über dieselben berichtet werden kann. Es scheint, dass diese Eiweisskrystalle in den Leukoplasten entweder einzeln oder zu zweien auftreten, und dann grösser werden, oder dass sie durch viele, kleinere ersetzt werden.

---

1) Interessenten stehen Präparate, die Plasma-Eiweisskrystalle enthalten, zur Verfügung.

2) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, Gustav Fischer, 1899.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Eiweisskrystalle kommen bei *Lathraea Squamaria* ausser in den Zellkernen, wo sie durch Radlkofer entdeckt wurden, noch frei im Zellplasma und in den Leukoplasten vor. Die Fixirung letzterer scheint besondere Schwierigkeit zu bereiten und genauere Studien über sie sind noch vorzunehmen.

Die Zellkern-Eiweisskrystalle sind nicht, wie Radlkofer meinte, auf die zur Blüthenbildung gelangenden Achsen beschränkt, sondern konnten in allen Organen (nicht blühende Achsen, Wurzel, Haustorium) nachgewiesen werden.

Im Sprosse fehlen sie dem Urmeristem des Vegetationspunktes und den ersten embryonalen Blattanlagen, treten aber schon 0,5 mm hinter dem Scheitel des Vegetationskegels auf, ebenso in den jugendlichen Blattanlagen, sobald die Differenzirung der bekannten Höhlen in diesen beginnt.

In jugendkräftigen Stammtheilen und Blättern sind sie allgemein nachzuweisen, schwieriger und spärlicher in alten und gar nicht in sehr alten.

In Wurzel und Haustorium gelang der Nachweis der Zellkern-Eiweisskrystalle nur je ein einzelnes Mal. Die Schwierigkeiten bei der Gewinnung des Materials und jene, welche sich der Fixirung darbieten, werden dafür verantwortlich gemacht.

Schon in der Keimpflanze (ca. 1½ Monate alt), sind die Zellkern-Eiweisskrystalle in allen Organen nachzuweisen.

Das Auftreten dieser Krystalle im Zellkern, das Material, aus welchem sie aufgebaut sind, ihre Entstehung in nächster Nähe des Vegetationspunktes, ihr Vorhandensein in der jugendlichen Keimpflanze sowie ihr stetes Vorkommen in den jugendlichen und lebenskräftigen Achsen und Blättern, scheint für eine wichtige Rolle zu sprechen, die den Zellkern-Eiweisskrystallen im Haushalte der Pflanze zufällt.

Sehr verbreitet sind bei *Lathraea Squamaria* frei im Zellplasma liegende Eiweisskrystalle, welche ob ihrer Kleinheit bisher übersehen wurden. Zu ihrer Beobachtung sind Vergrösserungen unter 1000 kaum verwendbar, ebenso ist ihre Hervorhebung durch Tinction Erforderniss. Diese Kryställchen sind dafür oft in grosser Zahl, bis zu hundert und darüber in den Zellen vorhanden. Auch sie konnten in allen Organen, Achse, Blatt, Wurzel und Haustorium nachgewiesen werden. In letzteren beiden erreichen sie sogar relativ

bedeutende Grösse. Auch die Plasma-Eiweisskrystalle werden besonders in jugendkräftigen Organen angetroffen, während sie in alten (Rhizomschuppen) fehlen, oder nur an bestimmten Stellen (in der cambialen Region sehr alter Rhizomstücke) angetroffen werden. Diese Verhältnisse scheinen auf ähnliche Beziehungen der Plasma-Eiweisskrystalle zum Stoffwechsel hinzuweisen, wie sie auch bei den Zellkern-Eiweisskrystallen hervorgetreten sind.

Die Existenz dieser Kryställchen in der lebenden Zelle wird wesentlich daraus erschlossen, dass sie nur dann zur Beobachtung gelangen, wenn die gleichen fixirenden Mittel, welche die Erhaltung der Zellkern-Eiweisskrystalle ermöglichen, angewendet werden. Letztere sind aber als Einschlüsse des Zellkerns in der lebenden Zelle beobachtbar, während die so kleinen Plasma-Eiweisskrystalle im Leben der Zelle und ohne Tinction vielleicht gar nicht oder doch nur in den günstigsten Fällen erkennbar sein werden.

Innsbruck, Botanisches Institut.

Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung.

Von

Alexander Nathansohn.

Mit Tafel II u. III.

Einleitung.

Bevor das Studium der Zelle mit verfeinerten Beobachtungsmitteln die Existenz und weite Verbreitung der karyokinetischen Kerntheilung kennen gelehrt hatte, stellte man sich vor, dass die Vermehrung des Zellkernes auf dem Wege der einfachen Durchschnürung, nach dem sog. „Remak'schen Schema" verliefe. Der rasche Fortschritt auf dem Gebiete der Mitosenlehre erweckte aber alsbald die Meinung, dass es solche direct verlaufenden Kerntheilungen überhaupt nicht gebe, und dass derartige Angaben auf Unzulänglichkeit der Methoden zurückzuführen seien, bis schliesslich durch eine Anzahl einwandsfreier Beobachtungen auf botanischem sowohl, wie auf zoologischem Gebiete[1]) die Existenz directer Kerntheilungen endgültig festgestellt wurde.

An diese Thatsache, dass oft in ein und demselben Organismus Kerntheilungen so verschiedener Art vorkommen, lässt sich eine Reihe interessanter Probleme theils morphologischer, theils physiologischer Natur knüpfen. Man muss sich einerseits fragen, ob wir es hier wirklich mit zwei principiell von einander verschiedenen Vorgängen zu thun haben, oder ob das, was man als Mitose und Amitose unterscheidet, nur die Endglieder einer langen aber ununterbrochenen Reihe verschiedener Formen des Theilungsvorganges sind.

Andererseits ist es für die Physiologie der Zelle von Interesse nach den Bedingungen zu forschen, unter denen der eine oder

1) Literatur u. A. bei Zimmermann, Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes (1896) p. 25 ff.; Flemming, Zellsubstanz, Zell- und Kerntheilung (1882), p. 34 ff.; Waldeyer, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXII (1888), p. 1 ff.

andere Vorgang eintritt, und darnach, ob wir Mitose und Amitose als physiologisch gleichwerthig anzusehen haben.

Diese Fragen physiologischer Natur bilden den hauptsächlichsten Gegenstand der vorliegenden Arbeit, die ich auf Anregung des Herrn Geh. Hofrath Prof. Pfeffer im Leipziger botanischen Institut ausgeführt habe. Ihm auch an dieser Stelle nochmals für seine freundliche Unterstützung und seinen werthvollen Rath meinen herzlichsten Dank zu sagen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Bevor ich zur Mittheilung der Versuche, deren wesentlichste Ergebnisse bereits der Gegenstand eines vorläufigen Berichtes[1]) gewesen sind, übergehe, soll uns ein kurzer Ueberblick über die Literatur lehren, inwieweit die angedeuteten Probleme bereits von anderer Seite in Angriff genommen und gelöst worden sind. Ich beabsichtige aber keineswegs, im Folgenden eine auch nur einigermassen vollständige Uebersicht über die einschlägige Literatur zu geben, und muss in dieser Beziehung auf zusammenfassende Werke und Referate verweisen[2]).

Was zunächst die Probleme morphologischer Natur anbelangt, so herrschte von vornherein Meinungsverschiedenheit darüber, ob zwischen beiden Theilungsformen irgendwelche Beziehungen beständen. So hielt z. B. Strasburger[3]) die Amitose für die ursprüngliche Art der Kerntheilung, aus welcher sich später die vollkommenere Mitose entwickelt habe, während u. A. Berthold[4]) die Meinung vertrat, dass Mitose und Amitose zwei völlig verschiedene Processe seien. Wiederholte Angaben, dass gelegentlich in höheren und niederen Pflanzen Kerntheilungen zu finden seien, welche man als Uebergangsformen auffassen könnte, haben sich wenigstens nicht in allen Fällen als stichhaltig erwiesen; dagegen sind die Bemühungen zwischen directer und indirecter Kerntheilung Zwischenstufen zu finden, auf dem Gebiete der Protozoenforschung von Erfolg begleitet gewesen. So haben z. B. die Untersuchungen

1) Pfeffer, Ber. d. math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Sitzung vom 3. Juli 1899.

2) Vergl. u. A. Zimmermann, l. c.; O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe I (1892), p. 87; Zander, Biol. Centralblatt, Bd. XII (1892), q. 301 ff., Delage, La structure du protoplasma etc. (1895), p. 79 ff.

3) Strasburger, Theilungsvorgang der Zellkerne etc. Archiv f. mikr. Anat. (1882, Bd. XXI, p. 476 ff.

4) Berthold, Studien zur Protoplasmamechanik (1886), p. 176.

R. Hertwig's[1]) an *Actinosphaerium Eichhorni* gezeigt, dass bei ein und demselben Organismus in verschiedenen Phasen der Entwickelung verschiedene Kerntheilungsformen auftreten, von denen die einen den typischen Karyokinesen höherer Organismen ähnlich sind, während dagegen die anderen durch den Mangel der Chromosomenbildung den Kerntheilungen einfacherer Art sich nähern. In derselben Arbeit weist R. Hertwig[2]) darauf hin, dass wir zwischen der Kerntheilung durch einfache Durchschnürung und den complicirten Mitosen der Protozoen eine ununterbrochene Reihe von Zwischenstufen zu constatiren vermögen, und kommt zu dem Schlussn, „dass zwischen directer und indirecter Kerntheilung keine Grenze existirt, dass die Kerntheilung ein einheitlicher Vorgang ist . . . .". Eine ausführliche Darstellung der Theilungserscheinungen bei den Protozoen hat vor Kurzem R. Sand[3]) gegeben, und ist zu dem gleichen Resultate wie R. Hertwig gelangt. Aus diesen vergleichenden Studien geht auch hervor, dass mit der steigenden Complication der chromatischen Figur auch eine erhöhte Antheilnahme der achromatischen Substanz am Theilungsvorgange Hand in Hand geht.

Ich kann darauf verzichten, auf anderweitige Versuche, Zwischenformen zwischen directer und indirecter Kerntheilung nachzuweisen, ausfürlicher einzugehen, weise bloss kurz auf die Untersuchungen Arnold's[4]) an den Riesenzellen des Knochenmarkes und anderen Objecten hin, und gehe jetzt zu den uns hauptsächlich beschäftigenden Fragen nach der physiologischen Bedeutung und nach den Bedingungen der Amitose über.

Was zunächst die Bedingungen des Eintretens directer Kerntheilung anlangt, so haben wir uns zunächst die Frage vorzulegen, ob sie stets innerhalb des Kernes selbst liegen, also in seiner Structur begründet sind, oder ob wir sie wenigstens zum Theil in den Einflüssen der Aussenwelt zu suchen haben.

Diese Frage ist in verschiedenem Sinne beantwortet worden. Viele Forscher neigen der Ansicht zu, dass es gewisse Eigenthümlichkeiten des Zellkernes sind, welche ihn zu amitotischer Theilung

---

1) R. Hertwig, Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosph. Eichhorni*. Abh. d. k. bayer. Acad., II. Cl., Bd. XIX, Abth. III (1898).

2) l. c., p. 689.

3) R. Sand, Esquisse de l'évolution de la division nucléaire. Bull. de la Soc. Belge de Microscopie, T. 24 (1899), p. 45 ff.

4) Vergl. u. A. Arnold, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXI (1888).

veranlassen, so z. B. die Chromatinarmuth[1]). Zu den entschiedensten Vertretern dieser Richtung gehört Ziegler[2]). Er sucht die Anschauung zu begründen, dass die Kerne, die sich amitotisch theilen, schon vorher dazu prädestinirt sind, und sich in den meisten Fällen bereits äusserlich durch Grösse und Chromatinarmuth von den übrigen unterscheiden lassen.

Andererseits sind mehrere Thatsachen bekannt, welche gegen eine derartige Auffassung sprechen. So haben Balbiani und Henneguy[3]) folgenden Versuch ausgeführt: Einer Froschlarve wurde der Schwanz abgeschnitten, und die frischen Schnittflächen aneinandergedrückt. Innerhalb weniger Stunden war eine lebhafte Wucherung von Zellen vor sich gegangen, welche alsbald die Verwachsung der getrennten Stücke herbeiführte. Während dieses Processes verliefen die Kerntheilungen ausschliesslich amitotisch. Da nun in diesen Geweben normalerweise Amitosen nicht vorkommen, muss man annehmen, dass sie hier durch den experimentellen Eingriff hervorgerufen werden. Einen anderen Fall ähnlicher Art hat Gerassimow[4]) für *Spirogyra* beschrieben. Dieser Forscher giebt an, dass unter Umständen bei diesem Objecte Mitosen, welche in den ersten Stadien durch Kälte unterbrochen werden, zurückgehen und dass dieselben Kerne hierauf amitotisch sich theilen. Auch hier haben wir also eine experimentell hervorgerufene directe Kerntheilung vor uns, die gegen die Anschauung spricht, dass Amitose nur dann stattfindet, wenn die betreffenden Kerne durch ihre Structur dazu prädestinirt sind. An dieser Angabe ist allerdings auszusetzen, dass der ausdrückliche Nachweis fehlt, dass es sich um wirkliche Amitosen handelt. An diese Versuche von Gerassimow knüpfen die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen zunächst an.

Auch die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Amitose hat von Anfang an alle Beobachter dieses Vorganges beschäftigt. Es giebt eine grosse Anzahl von Fällen, in denen directe Kerntheilung nicht von Zelltheilung begleitet ist, und somit nicht zur Gewebebildung, sondern zur Entstehung vielkerniger Zellen

1) Waldeyer, Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXXII (1888), p. 45.

2) Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung. Biol. Centralblatt, Bd. XI (1891).

3) Balbiani und Henneguy, Comptes rend. Bd. CXXIII (1896), p. 264 f.

4) Gerassimow, Die kernlosen Zellen der Conjugaten. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. Moscou 1892, No. 1.

führt. Chun[1]), der eine derartige Erscheinung bei Siphonophoren beschreibt, macht darauf aufmerksam dass solchen Zellen oft eine besondere Function beim Stoffwechsel zukommt, und spricht die Ansicht aus, dass hier die Bedeutung der Amitose in einer Oberflächen-Vergrösserung der Kernmasse liegt, wie sie in secernirenden Zellen häufig durch Verästelung des Zellkernes erreicht wird.

In anderen Fällen führt dagegen die Amitose zur Gewebebildung; so z. B. nach den Untersuchungen Carnoys[2]) bei Arthropoden in besonders ausgiebiger Weise; auch bei Pflanzen kommen derartige Fälle vor; so z. B. nach Buscalioni[3]) im Endosperm von *Vicia Faba*, nach Massart[4]) in Wundgeweben.

Aber mit der Erkenntniss, dass Amitose zur Bildung von Geweben führen kann, ist die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung noch nicht erledigt. Denn obwohl nunmehr feststeht, dass Amitose von Zelltheilung begleitet sein kann, ist trotzdem die Anschauung sehr verbreitet, dass sie der Karyokinese physiologisch nicht gleichwerthig ist, und vor allem nie zur Bildung von Zellen embryonalen Charakters führen kann. Strasburger[5]) hat vor längerer Zeit diese Ansicht ausgesprochen, und vor Kurzem hat sich Hegler[6]) in gleichem Sinne geäussert. Unter den Zoologen sind es insbesondere Ziegler und vom Rath[7]), die diese Meinung auf das Entschiedenste vertheidigen.

Gegen diese Auffassung sind verschiedene Beobachtungen geltend gemacht worden, die dafür sprechen, dass mitunter doch durch amitotische Kerntheilung Zellen mit unbegrenzter Entwickelungsfähigkeit entstehen. Vor allem handelt es sich um Fälle, in denen

---

1) Chun, Ueber die Bedeutung der directen Kerntheilung. Sitz.-Ber. d. phys.-öcon. Ges. Königsberg 1890.

2) Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule I (1885), p. 191 ff.

3) Buscalioni, Giorn. della R. Acad. di Med. Torino 1892; cit. bei Zimmermann, Bot. Centralbl., Beibl. Bd. III (1893), p. 352.

4) Massart, La cicatrisation chez les végétaux. Extr. d. Mém. couronnés publ. par l'Acad. de Belg., T. 57 (1898), p. 37.

5) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung (III. Aufl. 1880), p. 229.

6) Hegler, Ueber Kerntheilungserscheinungen. Sitz. d. botan Sect d. 67. Vers. d. Naturf. (Ref. im Botan. Centralbl., Bd. LXIV (1895), p. 202).

7) Vom Rath, Zool. Anzeiger 1891, Bd. XIV, p. 33 ff.; Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung. Biol. Centralbl., Bd. XI (1891), Ziegler und vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden, ibidem; vom Rath, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. LVII (1893); vom Rath, ibidem, Bd. LX (1895).

im Hoden verschiedener Thiere amitotische Kerntheilungen gefunden werden, welche nach der Ansicht der Beobachter in den Entwickelungskreis der Spermatozoen gehören[1]). Ferner haben Balbiani und Henneguy bei dem oben beschriebenen Experimente beobachtet, dass in dem Gewebe, welches durch amitotische Theilung gebildet worden war, später wieder normale Mitosen auftraten.

Alle derartigen Angaben sind theils von Ziegler und vom Rath, theils von anderen eingehend kritisirt worden, und man hat sich bemüht den Nachweis zu führen, dass eine Zelle, die einmal amitotisch sich getheilt hat, vielleicht noch im Stande ist, derartige Theilungen mehrmals zu wiederholen, aber nie mehr mitotisch theilen kann, und dass sie nach einiger Zeit unfehlbar zu Grunde geht. „Wenn eine Zelle sich einmal direct getheilt hat", sagt vom Rath, „so ist damit ihr Todesurtheil gesprochen". Auf die Einzelheiten jener Kritik, auf Grund deren dieser Satz ausgesprochen wird, einzugehen, kann ich unterlassen, und verweise auf die citirten Originalabhandlungen; doch will ich im Folgenden die allgemeinen Gesichtspunkte hervorheben, von denen sie geleitet wird; denn diese geben uns in gewissem Sinne die Richtung an, in welcher wir suchen müssen, wenn wir einen Beitrag zur Lösung der uns beschäftigenden Frage zu bringen wünschen.

Der erste Einwand, der häufig gegen jene Beobachtungen erhoben wird, ist der, dass es sich in vielen Fällen gar nicht um directe Kerntheilungen handelt, sondern nur um eigenartige Gestaltveränderungen des ruhenden Zellkernes[2]). In der That ist ja die Amitose nicht durch so charakteristische Figuren ausgezeichnet, wie die Mitose, und man kann, wenn man gezwungen ist, nach fixirten Präparaten zu urtheilen, leicht Täuschungen anheimfallen.

Wenn aber durch eine hinreichende Zahl von Beobachtungen die Thatsache, dass wirklich amitotische Theilungen vorliegen, ausser Zweifel gesetzt ist, so lässt sich nicht mit Sicherheit nachweisen, dass diejenigen Zellen, die später in demselben Gewebe mitotisch theilen, von den amitotisch getheilten abstammen; dieser Einwand kann gegen alle Beobachtungen an todtem Material erhoben werden, und lässt sich in solchen Fällen nicht widerlegen. Beispielsweise sei nur darauf hingewiesen, dass die Beweiskraft des mehrfach erwähnten

---

1) Vgl. u. A. Carnoy, l. c.

2) Vergl Pfitzer, Virchow's Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. CIII (1886): O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, I (1892), p. 87; Zimmermann, Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns (1896).

Versuches von Balbiani und Henneguy für die physiologische Gleichwerthigkeit von Mitose und Amitose von dem Referenten (L. Cuénot) in L'Année biologique T. II: 1896 (1898) p. 68 unter Hervorhebung dieses Gesichtspunktes in Zweifel gezogen wird.

Aus alledem geht hervor, dass es wünschenswerth wäre an einer Zelle die amitotische Theilung intra vitam zu beobachten, und dieselbe Zelle dann in ihrem weiteren Schicksal zu verfolgen. Auf diese Weise kann man zu Resultaten gelangen, welche den eben erwähnten Einwänden nicht ausgesetzt sind. Nun sind solche Fälle, in denen die directe Kerntheilung an dem lebenden Object verfolgt werden kann, allerdings selten. Ein solcher liegt aber in der von Gerassimow beobachteten Erscheinung, dass *Spirogyra* unter Umständen amitotisch sich theilt, vor, und es hat sich thatsächlich diese Alge als günstiges Object für das Studium der Amitose erwiesen.

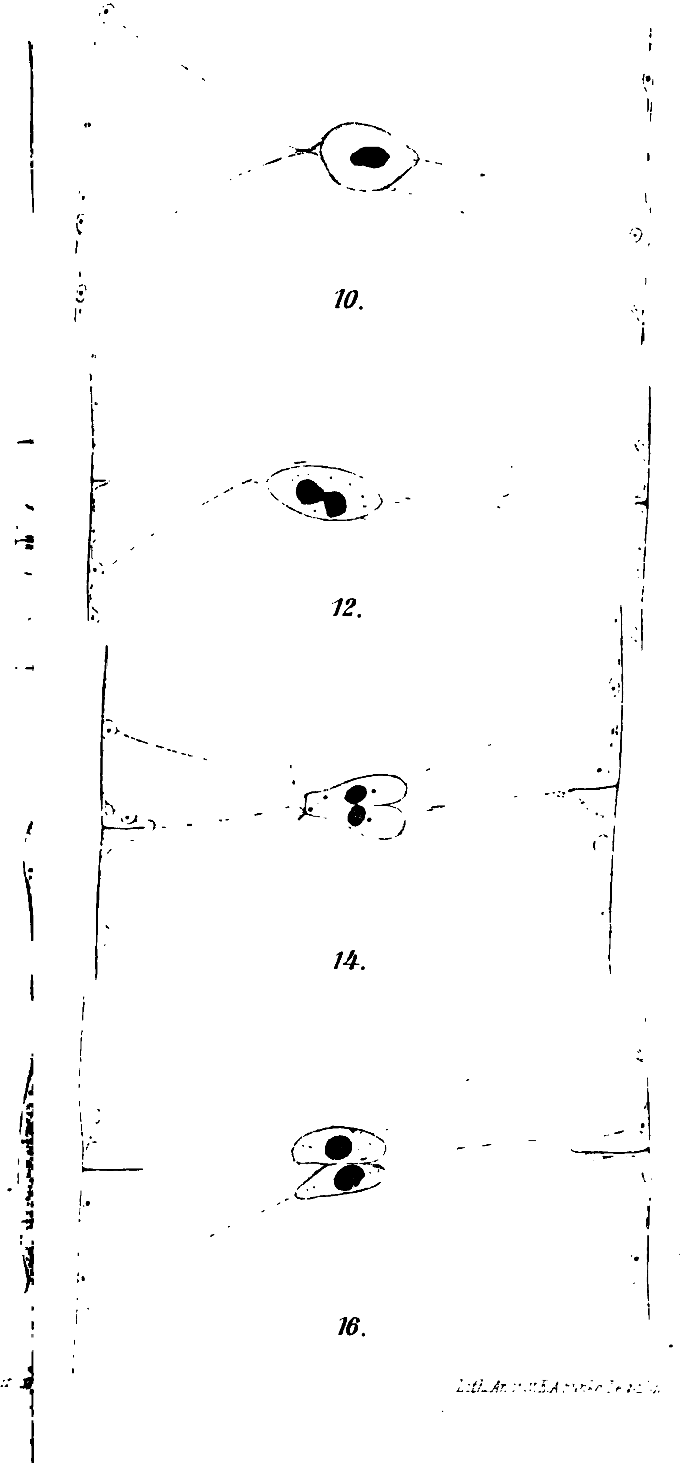
Einen andern, weniger günstigen Anknüpfungspunkt für die vorliegenden Untersuchungen boten die Beobachtungen Massarts über das Vorkommen von Amitosen in Wundgeweben. Bekanntlich werden callöse Bildungen oft der Herd lebhafter Vegetationspunktbildung. Es fragt sich nun, ob diese Vegetationspunkte von Zellen abstammen, deren Kerne früher sich amitotisch getheilt hatten. Nach dem oben Gesagten würden sich aber hier dieselben Einwände machen lassen, wie in den übrigen Fällen ähnlicher Art; und in der That hat die auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung befriedigende Resultate nicht ergeben.

Specieller Theil.

1. Versuche mit *Spirogyra*.

a) Bedingungen und Verlauf der Amitose.

Die Species, die zu den meisten meiner Versuche diente, war *Spirogyra orbicularis* Hass. Gelegentlich machte ich Parallelversuche mit zwei anderen, nicht näher bestimmten Arten, von denen mir nur wenig Material zu Gebote stand. *Spirogyra orbicularis* ist durch die Grösse der Zellen (die durchschnittliche Breite beträgt etwa 150 μ, die Länge das anderthalb- bis dreifache) sowie durch ihren Bau für diese Versuche sehr geeignet. Der grosse linsenförmige Zellkern wird durch die Chromatophoren nur wenig


10.
12.
14.
16.

verdeckt. Nicht sehr günstig war dagegen diese Art durch die Schwierigkeiten, auf welche die Versuche zur Erhaltung kräftigen widerstandsfähigen Materials stiessen. Denn es genügte nicht, dass die Fäden Zelltheilungen aufwiesen, sondern sie mussten auch im Stande sein, die ziemlich energischen experimentellen Eingriffe auszuhalten. Die besten Resultate wurden demgemäss stets erzielt, wenn man mit Material, welches frisch aus dem Freien geholt war, operiren konnte. Andernfalls gelangen die Zimmerkulturen am besten in Gefässen, deren Boden mit einer Mischung von Torf, Erde und Sand bedeckt war.

Die ersten Versuche zur experimentellen Hervorrufung amitotischer Kerntheilungen wurden nach der von Gerassimow angegebenen Methode ausgeführt. Zur Hemmung der Theilungen verblieb das Versuchsmaterial über Nacht bei einer Temperatur von etwa + 2° C.; wenn sich dann, nachdem die Objecte in Zimmertemperatur zurückgebracht worden waren, die ersten Theilungen einzustellen begannen, wurden sie wieder plötzlich abgekühlt. Diese Methode war aber bei meinem Material zuerst nicht von gutem Erfolge begleitet; denn obgleich ich die Dauer und den Grad der Abkühlung in mannigfacher Weise variirte, bekam ich nur höchst selten amitotische Kerntheilungen zu Gesicht, daher war dieser Weg für meinen Zweck unbrauchbar. Uebrigens werde ich noch gelegentlich auf die Bedingungen des Gelingens dieses Versuches zurückkommen.

Eine gelegentliche Beobachtung veranlasste mich indessen, trotz dieser Misserfolge meine Versuche fortzusetzen. Ich war nämlich bei der Durchmusterung mehrerer *Spirogyra*-Kulturen auf ein Kulturgefäss gestossen, in welchem sich die nämliche *Sp. orbicularis* neben einer reichlichen Fauna und Flora von Protozoen und Bakterien entwickelt hatte. Die genaue Besichtigung der Fäden lehrte, dass in zahlreichen Zellen sich eigenthümlich geformte Zellkerne fanden (Fig. 1 Taf. II), dass in anderen zwei Kerne dicht aneinander geschmiegt lagen (Fig. 2 Taf. II), und dass in all' diesen Fällen eine mehr oder minder weit fortgeschrittene Anlage einer Scheidewand zu constatiren war. Oft lag diese, wie in Fig. 2 Taf. II dargestellt ist, so, dass beide Kerne in eine der so gebildeten Kammern zu liegen kamen, während die andere kernlos war. Die Vermuthung lag nahe, dass es sich hier um Kerne, die in amitotischer Theilung begriffen waren, handelte; die directe Beobachtung dagegen zeigte, dass diese Figuren sich nicht mehr veränderten, und dass überhaupt Wachsthum und Zelltheilung in

diesen Fäden völlig zum Stillstand gekommen waren. Derartige Fälle, dass die Kerntheilung nicht bis zu Ende durchgeführt wird, scheinen bei Amitose nicht selten vorzukommen, und speciell für *Spirogyra* hat bereits Gerassimow[1]) ähnliche Erscheinungen beschrieben. Spätere Beobachtungen lehrten, dass ein derartiges spontanes Auftreten von Amitosen nicht gerade zu den Seltenheiten gehörte, und zwar fand ich sie öfters unter Kulturbedingungen, welche den oben beschriebenen ähnlich waren. Gelegentlich konnte ich auch Kulturen beobachten, die zwar gewöhnlich nur Mitosen aufwiesen, die aber auf den geringsten Eingriff durch Ausführung amitotischer Kerntheilungen — neben Karyokinesen — reagirten. Hier genügte oft schon die zum Zwecke der Hemmung der Theilungen während der Nachtzeit vorgenommene Abkühlung. Daraus geht hervor, dass der Erfolg des Gerassimow'schen Versuches, der, wie oben erwähnt, mit kräftigen Kulturen nicht gut gelungen war, in hohem Maasse von der Beschaffenheit des Materials abhängt. Noch eine Beobachtung, die an diesem Objecte gemacht wurde, ist zu erwähnen. Wurden die Kulturen des Abends in einen Raum mit einer Temperatur von etwa + 2° C. gebracht, in dem sie über Nacht verblieben, so zeigte sich bei Controlle der Kulturen am nächsten Morgen, dass in einem Theile der Zellen bereits in der niederen Temperatur Amitose eingetreten war, während mitotische Theilungen erst nach allmählicher Erwärmung auftraten. Daraus geht hervor, dass, wenn in ein und denselben Fäden mitotische und amitotische Theilungen vorkommen, die untere Temperaturgrenze für die Amitose tiefer liegt, als für die Mitose.

Liessen sich nun in diesen Fällen die Bedingungen, welche das Object zur Ausführung amitotischer Kerntheilung veranlassten, nicht näher präcisiren, weil das Material, an denen die Erscheinungen beobachtet wurden, durch die Kulturbedingungen verändert war, so ging aus diesen Befunden doch hervor, dass *Sp. orbicularis* unter Umständen zu recht lebhafter Amitose befähigt ist, und das veranlasste weitere Bemühungen, welche darauf gerichtet waren, möglichst einfache und jederzeit realisirbare Bedingungen der Amitose zu finden. Dieses Ziel wurde durch Anwendung verdünnter Aetherlösungen erreicht.

---

1) Gerassimow, Die kernlosen Zellen etc., l. c., p. 8 des S.-A

Ein Kulturglas mit gut wachsenden Fäden war in der üblichen Weise über Nacht kühl gestellt worden; als am nächsten Morgen, nachdem die Fäden wieder in Zimmertemperatur gebracht worden waren, die ersten Theilungen aufzutreten begannen, brachte ich einen Theil des Materials in eine 1 proc. wässerige Aetherlösung [1]). Nach etwa $^3/_4$ Stunden wurden die betreffenden Fäden untersucht, wobei sich herausstellte, dass in einer grossen Zahl von Zellen Theilung eingetreten war, aber nicht auf dem gewöhnlichen Wege. In diesen Zellen lagen innerhalb des Lumens der noch ringförmigen Scheidewand die beiden Tochterkerne dicht aneinander geschmiegt, und es konnte nunmehr am lebenden Object das allmähliche Auseinanderweichen der Kerne beobachtet werden (Fig. 3 u. 4 Taf. II).

Um diese Theilungsvorgänge in ihrem gesammten Verlaufe beobachten zu können, bediente ich mich besonderer, zu diesem Zwecke geeigneter Glaskammern. Auf einer Glasplatte von 5 × 6 cm wurde eine zweite 0,5 cm hohe Glasplatte, welche eine kreisförmige Oeffnung von 3 cm Durchmesser besass, mit Hülfe von Vaseline aufgekittet. Der Boden des auf diese Weise gebildeten Hohlraumes wurde mit einer etwa 2 mm hohen Schicht 1 proc. Aetherwassers bedeckt, und oben mit einer 1 mm dicken quadratischen Glasplatte verschlossen. Diese war ebenfalls mit Vaseline aufgekittet, und trug an ihrer Unterseite in einer dünnen Schicht Aetherwassers die zu beobachtenden Fäden. Wurden alle diese Operationen rasch ausgeführt, so konnte darauf gerechnet werden, dass auch nach Herstellung des der Lösung entsprechenden Dampfdruckes die Fäden wenigstens in einer nahezu 1 proc. Lösung verblieben.

Wurden in derartig hergerichteten Kammern Fäden beobachtet, welche bereits in Wasser ihre Theilungen begonnen hatten, so liess sich constatiren, dass die in Gang befindlichen Karyokinesen normal zu Ende geführt wurden, selbst dann, wenn sie sich in dem allerersten Stadium, der beginnenden Plasmaansammlung um den Kern, befanden. Nie habe ich bei meinem Objecte im Zurückgehen bereits begonnener Mitosen, wie es Gerassimow beschreibt, wahrnehmen können. Dagegen erfolgten die in der Aetherlösung neu auftretenden Theilungen nach einem ganz anderen Typus.

---

1) Gemeint sind hier, sowie im Folgenden Volumprocente. 100 Raumtheile der 1 proc. Lösung enthielten also 1 Raumtheil Aether.

Während die normalen Karyokinesen dadurch eingeleitet werden, dass von der peripheren Plasmaschicht aus eine lebhafte Strömung nach dem Kern hin beginnt, lässt sich bei diesen Theilungen keine nennenswerthe Plasmabewegung constatiren, und wir sehen die ersten Anzeichen der beginnenden Kerntheilung am Zellkerne selbst auftreten. Dieser fängt in hohem Grade zu schwellen an, die Contouren des Nucleolus werden unregelmässig, und dieser streckt sich in einer zur Längsachse der Zelle senkrechten Richtung in die Länge. Diesen letzteren Vorgang kann man am lebenden Object nur unter sehr günstigen Verhältnissen beobachten, und wir sind zwecks genauen Studiums auf die später zu besprechenden fixirten und gefärbten Präparate angewiesen. Denn während des Anschwellens verliert der Kern an Durchsichtigkeit und ausserdem nimmt das Plasma der den Zellkern umgebenden „Kerntasche“ während dieses Stadiums körnige Beschaffenheit an, was der genauen Beobachtung der innerhalb des Kernes sich abspielenden Vorgänge hinderlich ist. Unterdessen hat, sofort bei Beginn der Kerntheilungsvorgänge, die Anlage der jugendlichen Membran begonnen, deren Ausbildung dann rasch vorwärts geht. Nach kurzer Zeit hat sich in der üblichen Weise ein Ring gebildet, in dessen Oeffnung der Kern liegt, welcher sehr bald seine frühere Durchsichtigkeit wiedergewinnt. Wir finden ihn in diesem Stadium mit zwei aneinander liegenden Nucleolen ausgestattet, deren centrale Verbindungslinie zur Längsachse der Zelle Anfangs etwas schräg gelegen ist, dann durch allmähliche Umlagerung in die Richtung jener Achse zu liegen kommt. Jetzt beginnt die Durchschnürung des Zellkerns. Man kann in seltenen, sehr günstigen Fällen das Auftreten einer zarten Linie auf einer Seite des Kernes beobachten, die sich bald über die ganze Pheripherie erstreckt. Während der Zerschnürung werden die Kerne nicht, wie es bei amitotischer Theilung häufig der Fall ist, auseinander gezogen, sondern bleiben aneinander geschmiegt, bis der eigentliche Theilungsvorgang beendet ist; dann erst beginnt ein ällmähliches Auseinanderweichen.

Der ganze Prozess, von den ersten sichtbaren Anzeichen der beginnenden Theilung bis zum Anfang des Auseinanderreichens geht ziemlich rasch von statten, und kann sich in 25—30 Minuten abspielen. Die Mitose, ebenfalls von den ersten Anfängen bis zur Reconstruction der Tochterkerne, nimmt eine etwas längere Zeit in Anspruch. Es ist das von einigem Interesse, weil man nur in wenigen Fällen einen Maassstab für die Dauer amitotischer Kern-

theilungen hat, und meistens zu der Annahme geneigt ist, dass sie im Allgemeinen recht langsam verlaufen. Neuerdings kamen auch Balbiani und Henneguy[1]) auf Grund ihrer Untersuchungen über die Amitose an Froschlarven zu dem Schlusse, dass in diesem Falle die directen Theilungen schneller verlaufen, als die Karyokinese.

Ich will an dieser Stelle hinzufügen, dass ich gelegentlich, wie bereits erwähnt, auch an zwei anderen unbestimmten Arten von *Spirogyra* derartige Versuche gemacht habe. Auch in diesen Fällen verliefen die Theilungen, die in Aetherwasser ausgeführt wurden, auf dieselbe Weise. Material zu eingehenderen Untersuchungen stand mir von diesen Arten nicht zur Verfügung.

Wir haben also gesehen, dass wir im Grossen und Ganzen die amitotische Kerntheilung bei *Spirogyra* am lebenden Objecte verfolgen können, dass uns aber in Bezug auf gewisse Einzelheiten diese Beobachtungsmethode im Stiche lässt. Wir sind daher genöthigt jene Beobachtungen durch das Studium fixirter und gefärbter Präparate zu ergänzen. Bevor ich aber auf deren Beschreibung eingehe, und somit auf die feineren Structurverhältnisse des Zellkernes zu sprechen komme, müssen wir einen Blick auf die Kerntheilungsverhältnisse bei *Spirogyra* im Allgemeinen werfen.

Seitdem Strasburger[2]) im Jahre 1874 zum ersten Male den karyokinetischen Process bei *Spirogyra* eingehender beschrieben hatte, ist dieses Object häufig der Gegenstand ähnlicher Untersuchungen gewesen, ohne dass diese über alle einschlägigen Fragen zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt hätten. Ich kann es unterlassen eine eingehendere Besprechung der gesammten diesbezüglichen Litteratur vorzunehmen, umsomehr, als sich in einer vor Kurzem erschienenen Arbeit von Mitzkewitsch[3]) eine ausführliche Uebersicht über die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen an *Spirogyra* findet. Ich kann mich daher darauf beschränken, hier die Hauptpunkte, soweit sie uns beim Vergleiche mit den amitotischen Kerntheilungen interessiren, anzuführen.

Der eine der strittigen Punkte ist die Frage nach dem Ursprunge der achromatischen Kernfigur. Strasburgers Meinung geht dahin,

1) l. c.

2) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, I. Aufl. 1874.

3) Mitzkewitsch, Ueber die Kerntheilung bei *Spirogyra*. Flora 1898 (Bd. LXXXV), p. 81 ff.

dass die Spindelfasern aus dem zur Zeit der Karyokinese sich reichlich um den Kern ansammelnden Cytoplasma gebildet werden, und nimmt an, dass in den Fällen, in denen wir sie innerhalb der geschlossenen Kernmembran entstehen sehen, Cytoplasma in die Kernhöhle eingedrungen ist. Flemming[1]) dagegen neigt der Ansicht zu, das die Spindelfasern der achromatischen Substanz des Kernes ihren Ursprung verdanken.

Eine zweite Streitfrage bezieht sich auf das Schicksal des Nucleolus und seine Rolle bei der Chromosomenbildung. Bei seinen ersten Untersuchungen kam Strasburger zu dem Schlusse, dass das Kernkörperchen hier in hohem Maasse an der Chromosomenbildung betheiligt ist, und dass ihm in diesem Falle eine Function zukommt, die sonst das Kerngerüst übernimmt. Spätere Untersuchungen an *Sp. polytaeniata* führten dagegen denselben Autor[2]) zu der Ueberzeugung, dass hier die chromatische Kernfigur lediglich aus dem Kerngerüst hervorgeht, und dass das Kernkörperchen von *Spirogyra* denjenigen höherer Pflanzen homolog sei. Dagegen ist von anderen Forschern die Theilnahme des Nucleolus an der Chromosomenbildung wiederholt behauptet worden, und neuerdings hat Mitzkewitsch[3]) diese Ansicht mit besonderer Bestimmtheit ausgesprochen und durch recht überzeugende Figuren zu stützen gesucht. Später als diese Arbeit erschien noch eine Abhandlung von van Wisselingh[4]), nach welcher die Verhältnisse sich noch complicirter gestalten sollen. Doch kommt für uns auf diese Einzelheiten nicht viel an; wichtig ist für uns nur dass aller Wahrscheinlichkeit nach der Nucleolus zum mindesten einen Theil der Chromatinsubstanz repräsentirt, und dass wir daher auf sein Verhalten während der Amitose besonders achten müssen.

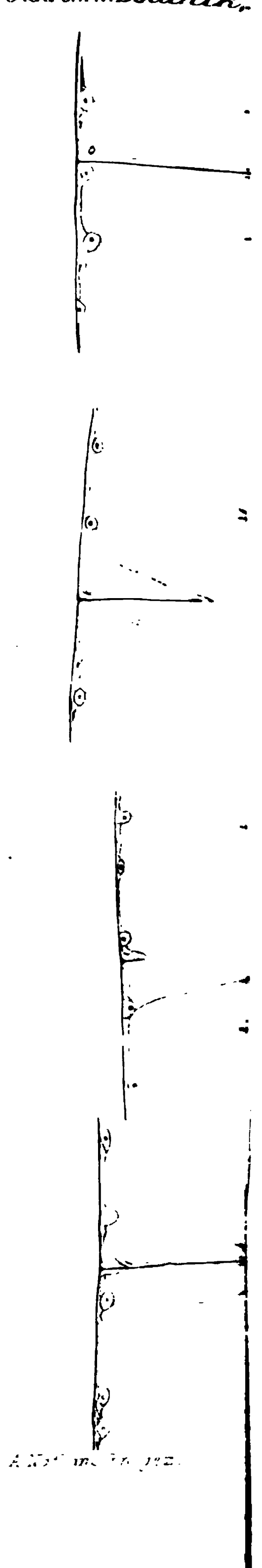
Ich will noch einige Worte über die bei der Herstellung der Präparate befolgte Methode hinzufügen, wobei die Zartheit der Zellwände von *Sp. orbicularis* einige besondere Vorsichtsmaassregeln erforderte. Ich verfuhr folgendermaassen: Das Material wurde in Flemming'scher Flüssigkeit fixirt, ausgewaschen und dann 24 Stunden mit wässeriger Safraninlösung oder 48 Stunden mit Grenachers Boraxcarmin gefärbt. Darauf wurde das Material

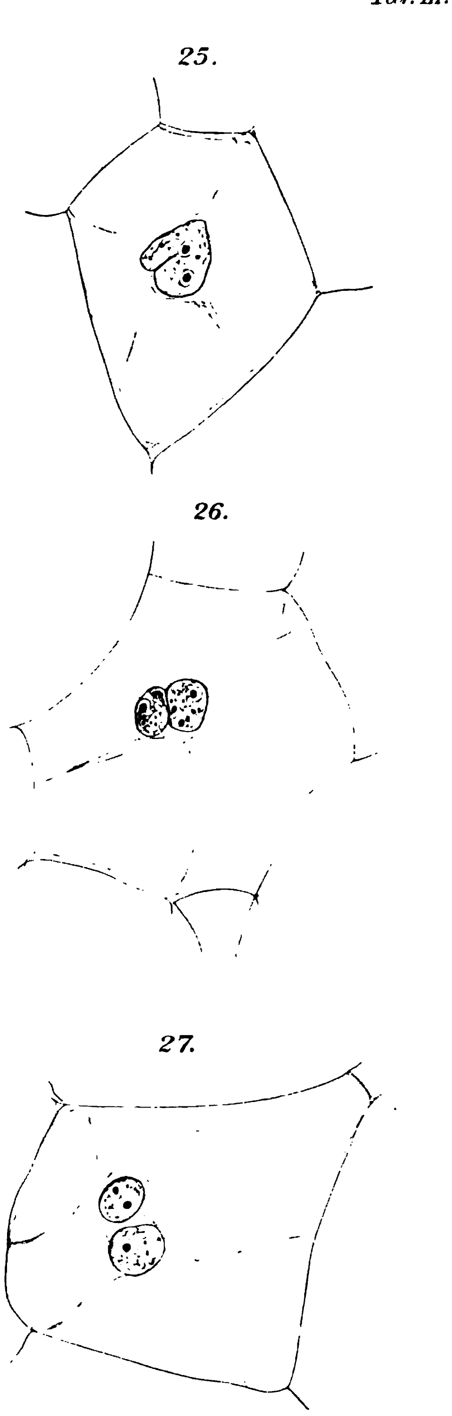
1) Flemming, Zellsubstanz etc. (1882).

2) Strasburger, Histologische Beiträge, Heft I (1888).

3) l. c.

4) Van Wisselingh, Ueber den Nucleolus von *Spirogyra*, Bot. Ztg., Bd. LVI, I. Abth. (1898), p. 195 ff.





Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

in 5 proc. Glycerinlösung gebracht, welche sich in grossen Uhrschalen befand, und so an einen warmen Ort gestellt, wobei sich die Glycerinlösung sehr bald stark concentrirte[1]). War die Concentration genügend weit vorgeschritten, so übertrug ich die Fäden in absoluten Alkohol, was stets ohne Collaps erfolgte. Sodann wurden sie in venetianischem Terpentin[2]) eingebettet. Letzteres geschah folgendermaassen: Die Fäden befanden sich in einem kleinen Uhrgläschen, das absoluten Alkohol enthielt; diesem wurde tropfenweise eine alkoholische Lösung von venetianischem Terpentin zugefügt. Dann blieb das Uhrgläschen in einem Exsiccator stehen, bis sich die Terpentinlösung genügend concentrirt hatte, worauf die Dauerpräparate in der von Zimmermann (l. c.) angegebenen Weise hergestellt wurden.

Diese Präparate bestätigen betreffs der ersten Stadien nur das, was wir bereits am lebenden Objecte wahrzunehmen vermochten. Fig. 9 Taf. III stellt einen ruhenden Kern dar; in Fig. 10 Taf. III hat er an Volumen zugenommen, wobei die Contouren des Kernkörperchens unregelmässig geworden sind. Sodann streckt es sich, wie wir bereits sahen, in einer in der künftigen Theilungsebene gelegenen Richtung in die Länge (Fig. 11 Taf. III); nunmehr erfolgt durch eine unregelmässige Einschnürung die Theilung; in Fig. 12 Taf. III ist ein derartiges Stadium dargestellt. Die Theilstücke trennen sich von einander und nehmen wieder regelmässige Contouren an, wobei sie sich so ordnen, dass die künftige Theilungsebene zwischen ihnen hindurchgeht (Fig. 13 Taf. III). Auf diesem Stadium gewinnt der Kern seine Durchsichtigkeit wieder, und wir konnten somit die folgenden Stadien der Durchschnürung und allmählichen Trennung der Tochterkerne am lebenden Objecte verfolgen (Fig. 14 bis 17 Taf. III). Wie bereits erwähnt, wird die Membran sehr frühzeitig angelegt. Auf Stadien, wie sie in Fig. 10 und 11 abgebildet sind, ist sie nur in der Aufsicht als zart angedeutete Linie zu erkennen. Bald tritt sie aber bereits als vorspringende Leiste hervor wie in Fig. 12 dargestellt ist. Natürlich fällt nicht immer das gleiche Stadium der Wandbildung mit demselben Kerntheilungsstadium zusammen, wie denn überhaupt die amitotische Kerntheilung eine weit grössere Mannigfaltigkeit in Einzelheiten aufweist, als wir

---

1) Overton, Mikrotechnische Mittheilungen. Zeitschr. f. wiss Mikroskopie. Bd. VII (1890), p. 11 ff.

2) Vgl. Zimmermann, Botan. Mikrotechnik (1892), p. 18.

sie bei mitotischen Theilungen zu finden gewohnt sind, und so können die beliebig herausgegriffene Präparate darstellenden Figuren nur auf Versinnlichung des Typus der amitotischen Kerntheilung von *Spirogyra* Anspruch erheben, während z. B. die Einzelheiten, wie z. B. Lage und Grösse der Theilstücke des Nucleolus in jedem einzelnen Falle verschieden sind.

Zu einer wesentlichen Abweichung von diesem Typus führt aber ein häufig vorkommender Umstand, nämlich die Existenz zweier Nucleolen in einem Zellkern. Dises Vorkommniss trat sehr häufig in gut ernährten, lebhaft grünen Kulturen constant in allen Zellen auf; dann hatten die Zellkerne gewöhnlich eine etwas stärker gewölbte Gestalt[1]). Es ist nicht ausgeschlossen, dass das Vorkommen zweier Nucleolen mit dem Ernäherungszustande in causaler Beziehung steht. Einen Einfluss der Ernährung auf die Anordnung der Chromatins hat auch R. Hertwig[1]) bei *Actinosphaerium Eichhorni* constatiren können. In diesen Kernen ist begreiflicherweise die Durchschnürung der Kernsubstanz nicht von einer vorherigen Theilung der Nucleolen abhängig, und so sehen wir, dass z. B. in dem durch Fig. 18 Taf. III dargestellten Falle die Durchschnürung des Zellkernes bereits stattgefunden hat, während die Nucleoli sich erst zu strecken begonnen haben, sich also auf einem Stadium befinden wie derjenige in Fig. 11 Taf. III. In Fig. 19 Taf. III haben wir einen Fall vor uns, in welchem die Nucleoli, auch nachdem die eigentliche Kerntheilung bereits vollendet ist, im Begriffe stehen, sich durchzuschnüren.

Gelegentlich stossen wir auch auf Abweichungen vom gewöhnlichen Theilungstypus, die den Abnormitäten zuzurechnen sind. So ist z. B. in Fig. 20 Taf. III ein Fall dargestellt, in welchem der Kern durch eine ringförmige Furche eingeschnürt ist, während der Nucleolus sich zwar stark gestreckt, aber nicht getheilt hat.

So viel über den Verlauf der amitotischen Kerntheilungen. Man wird sich fragen müssen, ob diese Theilungsform mit der normalen Karyokinese von *Spirogyra* nicht durch irgendwelche Zwischenstufen verbunden ist. Da ist zunächst zu erwähnen, dass

---

1) Dass diese Fäden mit veränderten Kernformen auch wirklich zu *Sp. orbicularis* gehörten, liess sich durch fortgesetzte Kultur controlliren, wobei die Kerne häufig wieder die gewöhnliche Gestalt annahmen. Ebenso giebt van Wisselingh (l. c.) das Vorkommen verschieden gestalteter Kerne bei derselben Species an.

2) R. Hertwig, Kerntheilung etc. Abh. d. Bayer. Acad. d. Wiss., II. Cl., Bd. XIX, Abth. III (1898), p 7 f. des S.-A.

unter gewissen Verhältnissen Karyokinesen auftreten, die sich den Amitosen insofern nähern, als die Kernmembran hier sehr lange persistirt. Wie finden diese Kerntheilungsformen dann, wenn Mitosen und Amitosen in denselben Kulturen gleichzeitig auftreten. Vornehmlich fand ich sie in jenen bereits oben erwähnten Fällen, in denen schon eine einmalige Abkühlung in manchen Zellen amitotische Kerntheilung veranlasste. Fig. 22—24 Taf. III stellen derartige Theilungsformen dar, während in Fig. 21 Taf. III vergleichsweise ein Stadium der normalen Karyokinese abgebildet ist. Man sieht, dass bei der abnormen Theilungsform die Kernmembran zur Zeit des beginnenden Auseinanderweichens der Tochterchromosomen noch vorhanden ist, und dass die Spindel hier wie in dem von Flemming beschriebenen Falle intranucleär gebildet ist. In Bezug auf die Unabhängigkeit des Zellkerns vom Cytoplasma nähern sich diese Theilungen bis zu einem gewissen Grade den Amitosen, tragen aber im Uebrigen durchaus den Charakter der Karyokinese; als häufige Abnormität kann man beobachten, dass die Spindel, wie in Fig. 23 Taf. III dargestellt ist, quer zur Längsachse der Zelle gelegen ist. Ob in diesen Fällen auch Uebergangsformen existiren, die in Bezug auf das Verhalten des Chromatins die Mitte zwischen Mitose und Amitose halten, habe ich nicht entscheiden können, da die Beobachtung am lebenden Object hierbei nicht genügt, und andererseits an einem fixirten Präparat, in welchem Mitosen und Amitosen nebeneinander vorkommen, man über die Aufeinanderfolge der Stadien nichts Sicheres sagen kann. Vielleicht würde man bei Untersuchung einer grösseren Zahl von Arten auf Objecte stossen, die in dieser Beziehung günstiger sind.

b) Die physiologische Bedeutung der Amitose.

Doch war die Lösung dieser Fragen mehr morphologischer Natur nicht das eigentliche Ziel, welches ich mit diesen Untersuchungen zu erreichen hoffte. Es ist zwar nicht zu bezweifeln, dass eine Fortsetzung in dem eben angedeuteten Sinne uns noch zur Kenntniss mancher Einzelheiten führen würde; doch kommen diese bei der Beurtheilung der principiellen uns beschäftigenden Frage nach der physiologischen Bedeutung der Amitose nicht in Betracht. Um über diese Aufschluss zu erhalten war es zunächst von Interesse, zu wissen, ob man experimentell veranlassen kann,

dass die Amitosen längere Zeit hindurch ausgeführt werden, wie es in dem oben erwähnten Falle, in dem die Amitosen spontan aufgetreten waren, anscheinend der Fall gewesen war. Nun wirkte zwar die 1 proc. Aetherlösung zu giftig, um ein längeres Verweilen und Wachsthum der Alge zu gestatten; nach 24 Stunden sahen die Objecte mindestens schon krank aus; es zeigte sich aber, dass bei längerer Dauer der Einwirkung schon eine verdünnte Lösung genügt, um den gewünschten Erfolg herbeizuführen.

Die Versuche wurden in Pulvergläsern von etwa 500 ccm Inhalt, welche mit eingeschliffenen Stopfen versehen waren, ausgeführt. In jedes dieser Gefässe wurden 300 ccm Aetherlösung verschiedener Concentrationen gefüllt, und die Versuchsobjecte hereingebracht. Auf diese Weise blieb in jedem Gefässe noch ein genügender Luftraum übrig. Die Concentration der Lösung und die Zeitdauer, die dazu nöthig waren, um das Object zu ausschliesslich amitotischer Kerntheilung zu veranlassen, waren je nach der Kultur etwas verschieden. Meist genügte schon eine $^1/_2$ proc. Aetherlösung, um in 12—24 Stunden den gewünschten Erfolg hervorzurufen; mitunter trat dieser erst nach etwa 36 Stunden ein, oder es war eine Concentration von nahezu $^3/_4$ % Aether nothwendig.

Wurden den so hergerichteten Kulturgläsern Proben entnommen, und in den oben beschriebenen Kammern beobachtet, so zeigte sich, dass wenn die Aetherwirkung genügend intensiv war, alle Theilungen amitotisch verliefen und zwar blieb gewöhnlich in den ersten Tagen des Experimentes die Periodicität, die man an den Theilungen normaler Spirogyren beobachten kann, erhalten. Dabei ist oft zu beobachten, dass die Versuchsobjecte anfangs lebhafter theilen, als die unter normalen Bedingungen befindlichen Controlobjecte derselben Kultur. Besonders deutlich trat dies hervor, wenn mit gut ernährten, aber langsam wachsenden Kulturen operirt wurde. Analoge Fälle, dass schwache Giftwirkungen die Intensität des Wachsthums zu erhöhen im Stande sind, hat Richards[1]) an Schimmelpilzen constatiren können. Doch dauert diese Erhöhung der Thätigkeit nicht lange an; die Lebhaftigkeit der Theilungen lässt im günstigen Falle nach etwa 4—5 Tagen bedeutend nach, und gleichzeitig verwischt sich auch die Periodicität, die anfangs beobachtet werden konnte. Immerhin kann man, wenn man von

1) Richards, Die Beeinflussung des Wachsthums einiger Pilze durch chemische Reize. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX.

recht kräftigen Kulturen ausgeht, — und das ist besonders bei diesem Versuche selbstverständliche Voraussetzung des Gelingens — und wenn man öfters für die Erneuerung der Kulturflüssigkeit sorgt. während ca. drei Wochen amitotische Kerntheilungen beobachten.

Eine Eigenthümlichkeit der Aetherkulturen gestattet es, das Schicksal der einzelnen Zellen bequem und mit Sicherheit zu verfolgen. Diese besteht darin, dass die Zellen eine eigenartige tonnenförmige Gestalt annehmen[1]). Oft tritt dies schon nach 24 stündigem Aufenthalt im Aetherwasser ein, und die Fäden weisen dann ein perlschnurartiges Aussehen auf. (Fig. 5 Taf. II). Nun wachsen die so gestalteten Zellen in die Länge, und werden durch die neu auftretenden Theilungswände in einzelne Abschnitte zerlegt. Da diese neugebildeten Wände aber viel zarter sind, als die unter normalen Bedingungen angelegten, tritt an ihren Ansatzstellen keine Einschnürung ein, und die Grenzen der ursprünglichen Zelle sind durch die beiden Enden der tönnchenförmigen Zellreihen gekennzeichnet. Dauert die Zelltheilung längere Zeit an, so kann man derartige Reihen, die bis 16 Zellen aufweisen, beobachten, die dann in der Mitte meist eine leichte Einbuchtung zeigen. (Fig. 6 Taf. II). Solche Bilder lassen auf eine in vier aufeinanderfolgenden Generationen vor sich gegangene Theilung im Aetherwasser, worin nur amitotische Theilungen stattfanden, schliessen. Uebrigens erfolgen nicht alle Zelltheilungen bis zu diesem Zeitpunkte regelmässig. Je länger die Fäden im Aether verweilt haben, um so öfter findet man kernlose Kammern, die durch unvollständige Scheidewandbildung ohne vorherige Kerntheilungen abgetrennt werden.

Was das Auftreten der tonnenförmigen Zellen anbelangt, so ist noch zu bemerken, dass es bei *Spirogyra orbicularis* nicht immer zu demselben Zeitpunkte erfolgte. Augenscheinlich war der Zustand der Kultur dafür maassgebend. Trat diese Erscheinung später ein, so erfolgte die Bildung von Einschnürungen meist auch an den unter normalen Bedingungen gebildeten Membranen, welche stets an ihrer grösseren Derbheit zu erkennen sind, doch war natürlich hier das Schicksal der einzelnen Zellen nicht so leicht zu verfolgen. Bei einer anderen, unbestimmten Art, mit welcher ich Parallelversuche aufstellte, sah

1) Gerassimow (Bull. de la Soc. Imp. des Natural. Moscou 1896, No. 3) beschreibt ähnliche Formen an zweikernigen *Spirogyra*-Zellen.

ich dagegen diese Reaction mit grösster Regelmässigkeit sofort eintreten.

Wurden nun derartige Fäden, die lange Zeit in Aetherlösung verweilt hatten, in normale Kulturbedingungen zurückgebracht, so trat zunächst lebhaftes Wachsthum ein, durch welches die Zellen, die, wie auch aus Fig. 6 Taf. II zu entnehmen ist, zuletzt verhältnissmässig kurz werden, ihre normale Länge wiedererlangen. Sodann sieht man in den Zellen, in welchen, wie man sich auf die eben angegebene Weise überzeugen kann, Amitose stattgefunden hatte, Karyokinesen vor sich gehen, die völlig nach dem normalen Typus verlaufen. Die Theilungen erlangen bald ihre Periodicität wieder, und die Fäden verhalten sich durchaus wie solche, die stets unter normalen Bedingungen verweilt hatten. Ich habe auch in Kulturen, die von derartigen Fäden, in welchen alle Zellen amitotisch geteilt hatten, abstammen, Conjugation eintreten sehen, die zur Bildung normaler Zygoten führte. Da diese letzteren eine lange Ruheperiode haben, deren Verkürzungen nicht in unserer Macht steht, konnte ich Keimlinge aus diesen Sporen noch nicht beobachten.

Wenn auch aus diesen Beobachtungen in unzweideutiger Weise hervorgeht, dass die amitotisch getheilten Kerne noch weiterhin zur Karyokinese befähigt sind, so habe ich doch noch der grösseren Sicherheit halber Zellen, in denen die amitotische Theilung direct beobachtet worden war, aus dem Verbande des Fadens isolirt und auf ihr weiteres Verhalten geprüft. Das Isoliren der Zellen, welches mit Hülfe einer Nadel oder eines feinen lanzettförmigen Messerchens ausgeführt wurde, bereitete keine Schwierigkeiten; dagegen war es nicht immer ganz leicht an diesen Zellen weitere Theilungen zu beobachten, da das Object sehr empfindlich ist, und leicht in einen indifferenten Zustand geräth, in dem es sein Wachsthum einstellt. Es war vor allem wichtig, zu berücksichtigen, dass die Endzellen der Fäden die Neigung haben, sehr stark in die Länge zu wachsen und an den Enden keulig anzuschwellen, wobei sie ihre Theilungsfähigkeit einbüssen.

Man isolirt daher vortheilhafter Weise zwei bis drei nebeneinander liegende gleichzeitig amitotisch theilende Zellen. Die kurzen Fäden von vier oder sechs Tochterzellen bringt man dann in ein Uhrglas, in dem man sie weiterhin beobachten kann. Haben die Zellen während dieser Operationen nicht zu sehr gelitten, so stellen sich nach wenigen Tagen Theilungen ein, welche nöthigenfalls in der üblichen Weise durch nächtliche Abkühlung an den Morgen

verlegt werden können. Diese Theilungen verlaufen nun ebenfalls in normaler Weise mitotisch.

Es gelang übrigens zuweilen träge gewordene Zellen dieser Art durch ein Mittel zur Theilung anzuregen, das, wie wir sehen werden, bei *Closterium* mit grösster Regelmässigkeit diesen Erfolg hervorrief, nämlich durch Uebertragen der Fadenstücke, die einige Tage im Uhrglase gewachsen waren, auf Platten von Agargallerte, die mit 0,25 proc. Knop'scher Nährlösung zubereitet war. Oft wirkte dieser Uebergangsreiz derart, dass am nächsten Tage sämmtliche Zellen in Theilung übergingen. Doch versagte dieser Versuch bei *Spirogyra* mitunter, ohne dass ich die Bedingungen seines Gelingens anzugeben vermöchte.

2. Versuche mit *Closterium*.

Mit einer grosszelligen, schwach gekrümmten Species von *Closterium*, die etwa in den Verwandtschaftskreis von *Cl. lanceolatum* gehört, wurden ebenfalls einige Versuche angestellt.

Um jederzeit eine genügende Anzahl von Theilungsstadien zur Verfügung zu haben, wandte ich mit Vortheil folgendes Verfahren an. Die Hauptmasse des Materials verblieb mit dem Auftrieb, in welchem es gesammelt worden war, in einer Krystallisirschale; auf der Oberfläche der Schlammschicht sammelten sich die Closterien in grosser Zahl. Wurde nun eine Anzahl herausgefischt, und auf Agarplatten, wie die oben erwähnten, gebracht, so konnte mit Sicherheit darauf gerechnet werden dass am darauffolgenden Tage, — gewöhnlich des Abends — in jeder zweiten bis dritten Zelle Theilung eintrat.

Soviel man nach der Beobachtung des lebenden Objectes beurtheilen kann, erfolgt die Karyokinese in ähnlicher Weise, wie bei *Spirogyra*. Eingehendere Untersuchungen über die Kerntheilung bei diesen Objecten liegen meines Wissens nicht vor. A. Fischer[1]) bemerkt gelegentlich, dass seine Präparate eine Uebereinstimmung mit den Theilungen bei *Spirogyra* aufweisen, Lauterborn[2]) bildet anlässlich seiner Untersuchungen über Diatomeen auch zwei Kern-

1) A. Fischer, Ueber die Zelltheilung der Closterien. Bot. Ztg., Bd. XLI (1883), p. 228.

2) Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen (1895).

theilungsphasen von *Closterium* ab; schliesslich finden sich bei Klebahn[1]) Bilder der Karyokinesen in den keimenden Zygoten.

Um die Einwirkung des Aethers auf die Kerntheilung zu beobachten, bediente ich mich der oben beschriebenen Glaskammern. Auf dem Deckglase wurde eine dünne Schicht der Agar-Agar-Gallerte ausgebreitet, auf die ich mit Hülfe einer Pipette die Versuchsobjecte brachte. Der Boden der Kammer wurde zunächst mit Wasser bedeckt, welches am darauffolgenden Tage, einige Stunden oder kürzere Zeit vor dem Zeitpunkte, an welchem das Eintreten der Theilungen zu erwarten war, durch die Aetherlösung ersetzt wurde.

Zunächst stellte sich heraus, dass *Closterium* gegen die Einwirkung von Aether viel empfindlicher ist als *Spirogyra*. Wurde der Boden der Kammer mit 1proc. Aetherlösung bedeckt, so gingen die Zellen nach wenigen Stunden zu Grunde, und die Theilungen gingen erst vor sich, wenn eine Concentration von etwa $^1/_4$ $^0/_0$ Aether angewendet wurde. Die Theilungen verliefen zwar unter diesen Umständen meist mitotisch, doch habe ich auch — allerdings nur zweimal, bei einer ziemlich grossen Zahl von Beobachtungen — Theilungsformen beobachtet, die den Amitosen von *Spirogyra* durchaus entsprachen. Der Kern verlor während dieser Theilungen seine Abgrenzung gegen das Cytoplasma nicht, und beim Auseinanderrücken der Chloroplasten wurden zwei Kerne sichtbar, die in der in Fig. 3 Taf. II abgebildeten Weise aneinander lagen. Die Theilungsvorgänge des Nucleolus waren leider durch die vorspringenden Zähne der Chlorophyllkörper verdeckt. Es gelang mir nicht, durch eine Erhöhung der Aetherconcentration das Object zu ausschliesslicher Ausführung derartiger Theilungen zu veranlassen.

Wenn schon die grosse Seltenheit dieser amitotischen Theilungen das Object zu einer eingehenderen physiologischen Untersuchung untauglich machte, so war das in noch weit höherem Maasse der Fall durch einen Umstand, der alle dahin gerichteten Bemühungen von vornherein vereitelte. Es kam nämlich in all' diesen Fällen, wo Kerntheilung unter dem Einflusse von Aether beobachtet wurde, kein einziges Mal zu einer Zelltheilung, mochte nun der Kern indirect oder direct getheilt haben. Stets trat in dem Zeitpunkte, in dem

---

1) Klebahn, Studien über Zygoten I. Jahrb. f wiss. Botan., Bd. XXII (1888).

2) Vgl A. Fischer, l. c., Taf. III, Fig. 3—4.

die Schalen der Mutterzelle auseinander rücken, um zwischen sich die zur Regeneration zweier neuer Schalen bestimmte Kappe aufzunehmen, irgend eine Störung ein, die es veranlasste, dass plötzlich die Schalen der Mutterzellen zu klaffen begannen, was natürlich das Austreten von Protoplasma und den sofortigen Tod der Zelle zur Folge hatte. Man sieht, dass in diesem Falle die Bedingungen, welche die Zelle zu amitotischer Kerntheilung veranlassen können, gleichzeitig ihren Tod herbeiführen. Dass kein directer causaler Zusammenhang zwischen der Amitose und dem Untergang der Zelle besteht, ist hier klar, weil dieselben Erscheinungen auch auftraten, wenn unter gleichen Bedingungen Karyokinese stattgefunden hatte. Wenn in anderen Fällen ähnlicher Art der causale Zusammenhang weniger klar zu Tage liegt, so können sie leicht zu der Meinung führen, dass die amitotische Theilung es ist, welche den Tod der Zelle herbeiführt.

3. Versuche mit höheren Pflanzen.

Mit höheren Pflanzen habe ich zunächst nach einer den Gerassimow'schen Versuchen entsprechenden Methode einige Versuche angestellt, die resultatlos verliefen. In lebhaftem Wachsthum befindliche Wurzeln von *Vicia Faba* waren kürzere oder längere Zeit auf etwa 0° abgekühlt worden; dann wurden sie wieder in normale Temperatur gebracht; doch konnten unter diesen Umständen stets nur Mitosen in den Vegetationspunkten gefunden werden.

Ebenso wenig Erfolg hatten Versuche, durch Aetherlösung amitotische Kerntheilungen in Vegetationspunkten von Wurzeln zu erzielen. Als Objecte dienten Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*, *Lupinus albus*, *Phalaris canariensis*, *Marsilia quadrifolia*. Nach 24—48stündigem Verweilen in verschiedenen concentrirten Aetherlösungen (0,5—1,5 %) waren, wenn überhaupt noch Kerntheilungen vorhanden waren, nur Mitosen zu beobachten.

Einigen Erfolg hatten dagegen die Versuche, amitotische Kerntheilungen in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* hervorzurufen. Ich will zunächst bemerken, dass eine Durchmusterung des normalen Materials lehrte, dass auch hier gelegentlich amitotische Kerntheilungsformen in den Staubfadenhaaren vorkommen, und zwar in den basalen Zellen der Haare. Sie entsprechen ihrem Aussehen nach denjenigen Formen, die man in den

Parenchymzellen der Internodien beobachten kann. Wurden Blüthensprosse mit Knospen im entsprechenden Stadium unter eine Glocke gebracht, deren Luftraum abgesperrt war, und unter welcher sich eine Schale mit 2—2,5 proc. Aetherlösung befand, so lehrte eine nach etwa 36 Stunden vorgenommene Untersuchung, dass die Zahl der Amitosen den normalen Exemplaren gegenüber erheblich vermehrt war und dass vor allem derartige Kerntheilungen sich auch in den Spitzenzellen vorfanden, die doch sonst als Demonstrationsobject für mitotische Theilung vielfach verwendet werden. In Fig. 7 u. 8 Taf. II sind derartige Fälle dargestellt. Ich habe Haare mit solchen Theilungszuständen mehrere Stunden in der feuchten Kammer beobachtet, und konnte häufig ein deutliches Vorrücken der Furchen constatiren. Doch waren die Objecte sehr empfindlich und starben nach kurzer Zeit ab, so dass der gesammte Verlauf einer Kerntheilung nicht zur Beobachtung gelangen konnte. Vor allem konnte ich nicht mit völliger Sicherheit feststellen, ob diese Kerntheilungen unter Umständen von Zelltheilungen begleitet sind. Oft sah ich Bilder, die mir dies als wahrscheinlich erscheinen lassen. In Fig. 7 Taf. II ist ein derartiger Fall in der dritten Zelle von oben dargestellt. Dicht unter dem oberen Zellkern, der seinerseits bereits wieder Einschnürungen aufweist, ist eine zarte Linie sichtbar, die wie der optische Querschnitt einer frisch angelegten Zellplatte aussieht. Im Laufe einiger Stunden veränderte sich das Bild derart, dass diese Linie viel stärker und deutlicher hervortrat. Da aber mit dem allmählichen Absterben gewöhnlich Aenderungen der Lichtbrechungsverhältnisse verbunden sind, möchte ich aus diesen Beobachtungen keine unbedingten Schlüsse ziehen.

4. Ueber Amitose in den Wundgeweben.

Massart[1]) hat gefunden, dass in den Wundgeweben einiger Pflanzen vorwiegend amitotische Kerntheilungen vorkommen, und stellt, gestützt auf diese Befunde und ältere, übrigens sehr unbestimmte Angaben von v. Bretfeld[2]) den Satz auf, dass die

1) Massart, La cicatrisation etc. S.-A. aus Mém. cour. publ. par l'Ac. royale de Belgique, I, 57 (1898), p. 37 des S.-A.

2) v. Bretfeld, Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII (1880).

Bildung von Wundgeweben im Allgemeinen mit Hülfe directer Theilungen erfolgt.

Dass dieser Satz in dieser Allgemeinheit nicht zutrifft, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man an Wurzeln von *Vicia Faba* den Vegetationspunkt durch Längsspaltung halbirt, und die in Regeneration der fehlenden Hälfte befindlichen Gewebe untersucht. Ich habe in diesen stets nur Mitosen gefunden. Ferner traten ausschliesslich Mitosen auf bei der Bildung von Wundperiderm abgeschnittener Kartoffelknollen[1]). Damit werden auch die Bemerkungen, die Massart über die Deutung der Versuche von Kny[2]) über die Beeinflussung der Theilungsrichtung macht, hinfällig.

Gleichfals durch alleinige Mitose wurde das Wundgewebe an abgeschnittenen Zweigen von *Sambucus nigra* gebildet. Hier befindet sich in einiger Tiefe unterhalb der Oberflächenschicht eine Zone, in der die Theilungen fast ausschliesslich stattfinden. In anderen Callusgebilden sind die Theilungen nicht in dieser Weise localisirt; bei *Populus nigra* sind sie hauptsächlich in den peripheren Zellschichten zu finden. Hier habe ich auch Formen beobachtet, die als amitotische Theilungen zu deuten sind. In Fig. 9 u. 10 Taf. II sind verschiedene Stadien dargestellt, in Fig. 11 Taf. I auch eine zweikernige Zelle, wie sie hier sehr häufig zu finden sind. Daneben fanden sich stets auch mitotische Kerntheilungen, und es gelang nicht durch Wiederholung des Wundreizes, und auch nicht dadurch, dass ich den Callus in verdünnten Aetherlösungen entstehen liess, das Object zu ausschliesslich amitotischer Theilung zu zwingen. Somit kann auch nicht mit Bestimmtheit behauptet werden, dass die Vegetationspunkte, die später am Callus auftreten, und in denen selbstverständlich die Theilung ausschliesslich auf mitotischem Wege erfolgt, von Zellen mit amitotisch getheilten Kernen abstammen. Aehnliche Theilungsfiguren, wenn auch in geringerer Zahl, habe ich an Callusbildungen, die sich an abgeschnittenen Kotyledonen von *Phaseolus multiflorus* bilden, beobachtet.

Warum bei verschiedenen Objecten die Kerntheilungen in den Wundgeweben verschieden verlaufen, lässt sich natürlich nicht sagen.

---

1) Vergl. auch Němec, Ueber Zellkern und Kerntheilung bei *Solanum tuberosum*. Flora 1899, Bd. LXXXVI.

2) Kny, Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände. Ber. d. D. botan. Ges., Bd. XIV (1896), p. 579.

Ich habe den Eindruck gewonnen, dass die grossen, plasmaarmen und zellsaftreichen Zellen, wie sie besonders bei *Populus* vorhanden sind, im Allgemeinen am ehesten zu amitotischer Theilung neigen. Dass diese Zellen aber in Folge ihrer Protoplasmaarmuth nicht die unbegrenzte Entwickelungsfähigkeit zu verlieren brauchen, lehrt die Thatsache, dass aus ihnen Vegetationspunkte entstehen.

Allgemeiner Theil.

Wir wollen nun auf Grund der mitgetheilten Thatsachen die in der Einleitung gestellten Fragen zu beantworten suchen.

Es ergiebt sich zunächst in unzweideutiger Weise, dass mitotische und amitotische Kerntheilung Phänomene sind, welche sich je nach den äusseren Bedingungen an ein und demselben Kerne abspielen können, was übrigens bereits aus den Versuchen Gerassimow's zu entnehmen war. Die Ursachen, die den Kern zu amitotischer Theilung veranlassen, dürfen demnach nicht ausschliesslich in Eigenthümlichkeiten seiner Structur, wie Chromatinarmuth, gesucht werden, sie können ebensowohl in den äusseren Bedingungen, unter denen sich die Zelle befindet, liegen. Wir haben hier einen ähnlichen Fall vor uns, wie bei den verschiedenen Wachsthums- und Fortpflanzungsweisen vieler niederer Organismen. Auch hier hatte man früher geglaubt, dass die verschiedenen Entwickelungszustände sich in einem, durch innere Ursachen gesetzmässig festgelegten Rhythmus ablösten, bis das Experiment lehrte, dass bei einem Theile dieser Organismen die äusseren Bedingungen für das Auftreten der einen oder anderen Entwickelungsform maassgebend sind. Die gleichen Verhältnisse treffen wir nun bei *Spirogyra* bezüglich der verschiedenen Kerntheilungsweisen an, und ebenso wie es gelingt, einen *Mucor* dauernd in Hefeform zu erhalten, und eine *Vaucheria* sich vegetativ fortpflanzen zu lassen, vermögen wir hier, solange die Versuchsbedingungen überhaupt Wachsthum und Theilung gestatten, das Object zur Ausführung von Amitosen zu zwingen.

Bei all diesen Erscheinungen ist aber nicht zu vergessen, dass „die äusseren Eingriffe nicht selbst das Gestaltende und Formgebende, sondern nur die Ursachen für eine modificirte Thätigkeit in der Pflanze“ [1]) sind. Demgemäss darf es uns nicht wundern, dass die

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl. (1897), p. 22.

Pflanze auf Eingriffe sehr verschiedener Art auf dieselbe Weise, hier durch Ausführung directer Kerntheilungen reagirt, und dass andererseits ein Eingriff, welcher bei dem einen Object mit grösster Sicherheit den gewünschten Erfolg hervorruft, bei Anwendung auf eine andere Pflanze wirkungslos bleibt.

Wenn wir also in dem experimentellen Eingriff einerseits und der beobachteten Reaction andererseits nur die Endglieder einer mehr oder minder langen uns verborgenen Reactionskette zu erblicken haben, so gestattet doch die Beobachtung der Endreaction mitunter einen Rückschluss auf die vorhergehenden Glieder jener Kette; und so vermögen wir auch bei den amitotischen Kerntheilungen von *Spirogyra* empirisch eine Thatsache feststellen, welche bis zu einem gewissen Grade in dieser Beziehung Verwerthung finden könnte.

Es handelt sich dabei um das Maass der activen Betheiligung des Cytoplasmas an dem Kerntheilungsprocess. Wir haben gesehen, dass das Cytoplasma bei der Mitose weit lebhafter mitwirkt, als bei der Amitose. Das steht wohl mit den bereits früher berührten Beziehungen des Cytoplasmas zur Bildung der karyokinetischen Spindel in Zusammenhang. Wir können gleich hinzufügen, dass diesem graduellen Unterschiede zwischen mitotischer und amitotischer Kerntheilung wohl allgemeinere Gültigkeit zukommt. Denn einerseits lehren die vergleichenden Studien an Protozoen[1]), dass beim allmählichen Uebergange von directer zu indirecter Theilung mit steigender Complication der chromatischen Figur eine wachsende Antheilnahme des Cytoplasmas an der Kerntheilung Hand in Hand geht. Andererseits vermissen wir bei den Amitosen höherer Pflanzen, bei denen die cytoplasmatische Herkunft der karyokinetischen Spindel jetzt wohl ausser Zweifel steht[2]), die Anzeichen einer gleich lebhaften Betheiligung des Cytoplasmas an der Amitose; speciell gilt dies auch für die directen Kerntheilungen von *Tradescantia.*

Wenn wir diesen, wie schon hervorgehoben nur graduellen Unterschied ins Auge fassen, und uns dabei erinnern, dass die Theilungsform mit geringerer Activität des Cytoplasmas durch submaximale Narkotisirung hervorgerufen werden konnte, so fällt uns die Analogie mit einem scheinbar ganz andersartigen Experimente

1) Vergl. die oben p. 4 Anm. 1 u. 2 cit. Literatur.

2) Vergl. u. A. Cytologische Studien aus dem botan. Institut der Universität Bonn, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX (1897), insbesondere die Arbeiten von Osterhout und Mottier.

in die Augen. Demoor[1]) hat zu zeigen vermocht, dass man in Staubfadenhaaren von *Tradescantia* die Plasmaströmung durch schwache Chloroformwirkung sistiren kann, ohne dass die in denselben Zellen vor sich gehende Karyokinese gehemmt wird. In diesem Falle beobachten wir also eine Verschiedenheit welche sich in der Empfindiichkeit gegen Narkotisirung zwischen Cytoplasma und karyokinetischer Figur geltend macht. Ganz analog tritt nun in unseren Versuchen mit *Spirogyra* sowohl, wie mit *Tradescantia*, in denen die Narkotisirung stattfindet, bevor sich Kern und ein Theil des Cytoplasmas zur Bildung der karyokinetischen Figur vereinigt haben, ein Unterschied in der Empfindlichkeit jener beiden Theile hervor; eine Vereinigung findet in diesem Falle gar nicht statt, und der Kern vollzieht seine Theilung auf einem vom Cytoplasma relativ unabhängigen Wege. Warum gleichzeitig die complicirten Configurationen innerhalb des Zellkernes unterbleiben, vermögen wir ebensowenig zu beantworten, wie wir Rechenschaft darüber abgeben können, weshalb auch in der phylogenetischen Entwickelung der Theilungsvorgänge bei Protozoen die steigende Complication der Vorgänge im Zellkern mit denen im Cytoplasma Hand in Hand geht.

Wir wollen nun nach diesen Betrachtungen, die naturgemäss lückenhaft bleiben müssen, auf den Boden der Thatsachen zurückkehren, und müssen noch in Kürze der Anschauung gedenken, nach welcher die Bedingungen der Amitose in einer beginnenden Degeneration der Zelle zu suchen seien[2]). Gegen diese Auffassung haben, wie wir bereits oben zu erwähnen Gelegenheit hatten, viele Forscher Bedenken geltend gemacht, neuerdings z. B. Balbiani und Henneguy. Aus deren Versuchen an Froschlarven geht hervor, dass Amitose nicht nur in degenerirenden Geweben stattfinden kann, sondern auch in solchen, in denen eine Steigerung der Lebensthätigkeit eintritt. Mit derartigen Fällen hatten wir es auch in unseren Versuchen zu thun. So sahen wir, dass die Behandlung mit Aether, durch welche *Spirogyra* zu amitotischer Theilung veranlasst wird, unter Umständen zu erhöhter Wachsthums- und Theilungsthätigkeit anregt. Mit einer derartigen Erhöhung der Thätigkeit pflegt im Allgemeinen eine gesteigerte Athmung verbunden

1) Demoor, Contributions à l'étude de la cellule. Arch. de biologie, Bd. XIII (1894).

2) Vergl. die oben p. 7 Am. 1 cit. Literatur.

zu sein[1]); mit gleichen Erscheinungen haben wir es bei den durch Verletzung hervorgerufenen Amitosen in Wundgeweben zu thun[2]). Andererseits ist ja nicht zu leugnen, dass in der That directe Kerntheilung in degenerirenden Geweben eine häufige Erscheinung ist. In all diesen Fällen muss man sich aber hüten, in der Amitose die Ursache des Unterganges der Zelle suchen zu wollen. In dieser Beziehung bietet uns *Closterium* ein lehrreiches Beispiel. Wir sahen, dass wir hier die Amitose nur durch Bedingungen veranlassen konnten, welche gleichzeitig den Tod der betreffenden Zelle herbeiführten, wobei sich aber zeigen liess, dass nicht die directe Kerntheilung dessen Ursache war.

Mit diesen letzten Betrachtungen haben wir bereits die zweite uns hier beschäftigende Frage berührt, nämlich die nach der physiologischen Bedeutung der Amitose. Wir können sie etwa in folgende Worte fassen: Ist es einem Organismus, der normalerweise mitotische Theilungen aufweist, möglich, auch auf dem Wege der Amitose unbegrenzt entwickelungsfähige mit allen embryonalen Qualitäten ausgestattete Tochterzellen zu bilden?

Wir müssen auf Grund der experimentellen Erfahrungen an *Spirogyra* diese Frage bejahen, natürlich zunächst nur in Bezug auf unser Object. Hier haben wir einen Fall vor uns, in dem die Mitose unbeschadet der vollen embryonalen Qualität der Tochterzellen durch Amitose ersetzt werden kann.

Wir müssen hieran gleich die Frage knüpfen, inwieweit uns diese Thatsachen zu Schlüssen allgemeinerer Art berechtigen. Man könnte einwenden, *Spirogyra* sei ein zu niedrig stehender Organismus, als dass auf die an ihr gewonnenen Erfahrungen sich irgendwelche Schlüsse aufbauen liessen. Dem ist aber entgegenzuhalten, dass bei diesem Object die Mitose principiell in gleicher Weise und mit gleicher Regelmässigkeit verläuft, wie bei allen höheren Organismen, woraus wir wohl folgern dürfen, dass ihr principiell die gleiche Bedeutung zukommt. Ist in diesem Falle die Vertretbarkeit der Karyokinese durch directe Theilung erwiesen, so darf man zwar nicht unmittelbar darauf schliessen, dass dies überall der Fall sein müsse, jedoch ist nie damit die principielle Möglichkeit dargethan; zum mindesten kann man sagen, dass das Vorurtheil, welches viel-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl. (1897), p. 575.

2) ibidem, p. 476 f.; Pfeffer, Ber. d. math. phys. Cl. der Säch. Ges. Sitzung vom 3. Juli 1899, p. 8.

fach den Bemühungen entgegengebracht wurde, die physiologische Gleichwerthigkeit von Mitose und Amitose zu beweisen, durchaus unbegründet war.

In demselben Sinne sprechen ja auch die in der Einleitung erwähnten Resultate der vergleichenden Forschung an Protozoen, und nicht zum Wenigsten sind die Untersuchungen von R. Hertwig an *Actinosphaerium* geeignet, die physiologische Gleichwerthigkeit verschieden complicirter Theilungsvorgänge darzuthun.

Für die unbefangene Betrachtung der Theilungserscheinungen hat das nichts Auffälliges an sich. Der Hauptpunkt, auf den es offenbar ankommt, ist, dass die Tochterzellen mit Theilen all der Substanzen ausgestattet werden, die sie nicht anderweitig zu regeneriren vermögen; und so sahen wir, dass bei der Amitose von *Spirogyra* nicht nur stets ein Theil des Kerngerüstes, sondern auch der Nucleolarsubstanz auf die Tochterzellen überging, wodurch diesen denn auch die volle embryonale Qualität erhalten blieb. Warum der Organismus nicht immer von den einfachsten Arten der Theilung Gebrauch macht, ist eine Frage, die wir ebensowenig befriedigend zu erklären vermögen, wie irgend welchen anderen formativen Process[1]).

Ueber diese Betrachtungen allgemeinster Art hinaus gestattet uns der jetzige Stand der Kenntnisse nichts auszusagen, und alles weitere gehört streng genommen in das Gebiet der Speculation.

Dieses speculative Element ist in die Lehre von der Kerntheilung durch die Versuche, die Mitose teleologisch zu erklären[2]), hineingebracht worden. Wie dann diese Deutungen mit der insbesondere von O. Hertwig und Strasburger begründeten Lehre von der Rolle des Kernes als Träger der Vererbungssubstanz verbunden wurden, ist zu bekannt, als dass ich hier den Entwickelungsgang jener Theorien noch besonders darzulegen brauchte[3]). Ich will nur bemerken, dass die Grundlagen jener Lehre, die dem

1) Das gilt nicht nur für den Kern, sondern auch für die Chloroplasten. Mikosch (Oesterr. botan. Ztschr. 1877) zeigte, dass in den Luftwurzeln von *Chlorophytum* die Chloroplasten sich auf zweierlei Art theilen können; einmal durch einfache Durchschnürung, dann aber auch auf einem complicirteren Wege, wobei es zu polaren Differenzirungen kommt. Vergl. auch Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl. (1896), p. 29

2) Roux, Die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren (1885). Ges. Abh. über Entwickelungsmechanik II.

3) Vergl. u. A. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe II (1898), p. 291 ff.

Zellkern die Function als Träger der specifischen Eigenschaften zuweist, sich seit ihrer Begründung wesentlich verschoben haben. Während früher das Hauptgewicht darauf gelegt wurde, dass, wie man glaubte, der Kern bei der Befruchtung allein betheiligt sei, sucht Strasburger[1]) in einer neueren Publication den Nachweis zu führen, dass im Pflanzenreich auch das Cytoplasma bei dem Befruchtungsprocess eine Rolle spielt. Trotzdem hält er an der Anschauung fest, dass der Kern der Träger der Vererbungssubstanz ist, und sucht das hauptsächlichste Argument dafür in den complicirten Theilungserscheinungen, und der genauen Halbirung der Kernsubstanz[2]).

Es kann meine Aufgabe nicht sein, zu erörtern, inwieweit sich die Erscheinungen der Karyokinese dazu eignen, eine Stütze für jene Theorie zu bilden, und ich beschränke mich darauf, die uns beschäftigende Frage nach der physiologischen Bedeutung der Amitose in Kürze von dem Standpunkte dieser Theorie aus zu beleuchten.

Es ist sicher, dass der Nachweis der physiologischen Gleichwerthigkeit von Mitose und Amitose der *Spirogyra* jener Argumentation nicht günstig ist. Denn so viel geht daraus hervor, dass zur richtigen Vertheilung der Erbmasse die Karyokinese nicht nothwendig ist. Es könnte nun noch der Einwand erhoben werden, dass die Amitose in diesem Falle mittelst eines besonders feinen Mechanismus ausgeführt werde, welcher dasselbe zu leisten im Stande sei, was sonst durch die karyokinetischen Figuren erreicht wird. A priori lässt sich ja eine derartige Möglichkeit nicht bestreiten, doch könnte man mit demselben Rechte das gleiche für das Cytoplasma, soweit es nicht bereits in sichtbarer Weise an der Mitose beteiligt ist, annehmen, und damit fiele von vornherein jede Veranlassung, diesem eine untergeordnetere Rolle als dem Kern zuzuschreiben, fort. Ob nun bei jeder Theilung derartige unsichtbare Complicationen angenommen werden müssen, vermögen wir natürlich mit Sicherheit nicht zu sagen; dagegen spricht, dass jedes beliebig abgetrennte Stück Protoplasma, sofern es nur kernhaltig ist, die ganze Zelle zu regeneriren vermag, dass aber auch soweit die experimentellen Erfahrungen reichen, zu diesem Zwecke jedes beliebig abgetrennte Kernfragment genügt, wie die

1) Strasburger, Histol. Beiträge IV (1892).

2) l. c., p. 143.

bekannten Regenerationsversuche an *Stentor* lehren. In diesem letzteren Falle haben wir es mit einer Art künstlicher Amitose zu thun, bei der eine vorherige Sonderung der Erbmasse ausgeschlossen ist.

Somit würden wir zu dem Schlusse kommen, dass in den Theilungserscheinungen ein zwingender Grund für die Annahme, der Kern sei der alleinige Träger der erblichen Eigenschaften, nicht gesucht werden darf.

Leipzig, December 1899.

Nachschrift.

Nach Fertigstellung des Manuscriptes kommt mir ein Aufsatz Häckers (Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Kerntheilungen; Anat. Bd. XVII [1900]) zu Gesicht. Hier wird über Versuche berichtet, die H. im Anschluss an die vorläufige Mittheilung der Ergebnisse vorliegender Arbeit angestellt hat. Sein Versuchsobject war *Cyclops*, mit welchem er zu Resultaten gelangte, die mit dem im Vorstehenden mitgetheilten viele Berührungspunkte aufweisen. Da jedoch diese Untersuchungen noch keineswegs abgeschlossen sind, kann ich auf eine ausführlichere Discussion der Resultate verzichten und begnüge mich mit einem Hinweis auf das Original.

Leipzig, Januar 1900.

Figuren-Erklärung.

Tafel II.

Fig. 1—6: *Spirogyra orbicularis.*

Fig. 1 u. 2. Spontan auftretende amitotische Theilungen. Vergr. 100.

Fig. 3. Theilungsfigur nach Aufenthalt in 1proc. Aetherwasser. Vergr. 100.

Fig. 4. Dieselbe Zelle, etwa 20 Min. später.

Fig. 5. Fadenstück nach 36stündigem Aufenthalt in $^1/_2$proc. Aetherwasser. Vergr. 60.

Fig. 6. Fadenstück aus einer 3 Wochen alten Aetherkultur.

Fig. 7 u. 8: *Tradescantia virginica.*

Amitotische Kerntheilungen in Staubfadenhaaren nach Aetherbehandlung.

Fig. 9—16: *Spirogyra orbicularis.*

Nach Präparaten. Vergr. 450

Fig. 9. Ruhender Kern.

Fig. 10—16. Stadien der Amitose.

Tafel III.

Fig. 17—24. *Spirogyra orbicularis.*

Nach Präparaten. Vergr. 450.

Fig. 17. Auseinanderweichen der Tochterkerne nach amitotischer Theilung.

Fig. 18 u. 19. Amitose in Zellkernen mit 2 Nucleolen.

Fig 20. Abnormes Amitosenstadium.

Fig. 21. Stadium der normalen Karyokinese.

Fig. 22—24. Abnorme Karyokinese.

Fig. 25—27. *Populus nigra.* Vergr. 450. Kerntheilungen im Callus.

Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze.

III.

Allgemeine Betrachtungen

von

Georg Klebs.

Nachdem ich in den beiden vorhergehenden Abhandlungen die Fortpflanzung einiger Pilze vom physiologischen Standpunkt aus eingehend untersucht habe, will ich jetzt den Versuch machen, einige allgemeinere Ergebnisse der experimentellen Forschung herauszuheben. Ich greife dabei auf frühere Arbeiten von mir und meinen Schülern zurück und ziehe auch bisher nicht veröffentlichte Resultate neuer Studien zum Vergleich heran. Ausserdem verwerthe ich aus den mykologischen Arbeiten von de Bary, van Tieghem, Brefeld, Hansen u. a. eine Reihe Angaben, bei denen auf die physiologische Seite der Frage Rücksicht genommen ist.

In allen meinen, das gleiche Thema berührenden Arbeiten, die ihren Anfang 1888 nahmen, schwebte mir das Ziel vor, diejenigen Bedingungen zu erkennen, welche für die Bildung der Fortpflanzungsorgane niederer Organismen in irgend einer Weise maassgebend sind. Da die Erfahrung bald lehrte, dass die Fortpflanzung in viel höherem Grade, als Anfangs zu vermuthen war, von der Aussenwelt direct abhängig ist, so war damit der Weg für das Experiment, überhaupt für die physiologische Untersuchung der Fortpflanzung geöffnet. Solchen Problemen gegenüber muss man sich vorher klar machen, in welcher Richtung und in welchem Umfang sichere Erkenntniss, für die nächste Zukunft zu erwarten sind. Man muss sich jener Seiten des Problems bewusst bleiben, die sich aller Voraussicht nach zunächst einer wirklichen Erforschung entziehen. Diese Einsicht erscheint um so nöthiger, weil wir noch in den ersten Versuchen stecken das bisher fast brach liegende Feld zu

bearbeiten. Aus begreiflichen Gründen hat die physiologische Behandlung der Fortpflanzung mehr im Hintergrunde gestanden. Selbst die Erforschung der vegetativen Functionen ist doch erst seit den 50er Jahren systematischer in Angriff genommen worden. Seit derselben Zeit erwachte auch das lebhafteste Interesse für die ungemein mannigfaltigen Formen der Fortpflanzung; besonders die niederen Organismen boten in dieser Beziehung ein unerschöpflich reiches Arbeitsgebiet dar. Eine Physiologie der Fortpflanzung kann sich nur auf einem gut gegründeten Boden sicherer morphologischer Thatsachen aufbauen; sie setzt noch mehr eine genügende Kenntniss der allgemeinen Lebensfunctionen voraus und hängt in hohem Maasse von ihr ab. Denn Ernährungs-, Wachsthums-Vorgänge u. s. w. bringen im normalen Verlaufe der Entwickelung den Organismus erst in jenen Zustand, in dem er der Fortpflanzung fähig ist; sie wirken dabei beständig mit, diese Function in richtigem Gange zu erhalten. In gewissem Sinne stellen die Fortpflanzungs-Erscheinungen specielle Fälle dar, in denen die überall thätigen Lebenskräfte nur in besonderer Weise wirksam sind. Auf der anderen Seite treten uns dabei eine solche Menge eigenartiger Lebensprocesse entgegen, dass deren Erforschung neues Licht auf das Verständniss der vegetativen Vorgänge werfen wird. Schon von verschiedenen Seiten ist die Physiologie der Fortpflanzung in Angriff genommen worden; ich erinnere an die vortrefflichen Arbeiten von Sachs und Vöchting über den Einfluss des Lichtes auf die Blüthenbildung, an die von Brefeld über den Lichteinfluss auf die Fruchtbildung der Pilze, oder an die Arbeiten Hansen's über die Sporenbildung der Hefearten. Eine umfassendere Bearbeitung des ungeheuren Gebietes hat jetzt erst zu beginnen.

Wenn wir absehen von den allereinfachsten Organismen, so verläuft jeder Fortpflanzungsprocess in bestimmten Formbildungen. Die Aufgabe, die Bedingungen solcher Processe zu erkennen, hängt nothwendig mit der Frage nach den Bedingungen der Formbildung zusammen. Daher gehören solche Untersuchungen über die Physiologie der Fortpflanzung gleichzeitig in jenes Gebiet der Physiologie, welches die Ursachen der Formgestaltung zu erforschen strebt — ein Gebiet, das von Sachs als physiologische Morphologie, von Roux als Entwickelungsmechanik bezeichnet wird. Bei den Pflanzen hat die Abhängigkeit ihrer Formgestaltung von den äusseren Bedingungen den Angriffspunkt für die Physiologie der Form abgegeben; bei den Thieren müssen die im Organismus selbst liegenden

Gestaltungsbedingungen aufgesucht werden, wie die Arbeiten von Roux und seinen Mitarbeitern zeigen. Die experimentelle Erforschung irgend einer Lebensthätigkeit, folglich auch der Fortpflanzung stösst nothwendig auf eine feste Schranke. Wir können nicht ergründen, warum sich irgend eine Pflanze gerade in den für ihre Art charakteristischen Formen entwickelt, ebensowenig wie wir verstehen, warum irgend eine Substanz wie Kochsalz in der für sie eigenthümlichen Form erscheint. Wir können nur die Bedingungen aufsuchen, unter denen sich die potentiell vorhandenen Fähigkeiten zur vollen Wirklichkeit entfalten. Wir wissen nicht und können es durch kein Experiment erfahren, warum der eine Pilz diese, der andere jene Fortpflanzung zeigt, warum der eine sich auf eine Art fortpflanzt, während der andere drei oder vier verschiedene Fortpflanzungsweisen darbietet. Die Physiologie muss eben die specifischen, erblich fixirten Eigenschaften jedes Organismus als einfach gegeben annehmen und versuchen, von dieser Grundlage aus alles Geschehen in seinem Leben causal zu verstehen. Unter den verschiedenen Hypothesen, die die Formbildung erklären wollen, ragt diejenige von Sachs (80, 82, 93) durch ihre verlockende Einfachheit und Anschaulichkeit hervor. Sachs nimmt als Ursache der Organbildung höherer Pflanzen besondere, qualitativ verschiedene Substanzen an, die nach Art von Fermenten in geringer Quantität grosse Massen der plastischen organischen Stoffe in die für das betreffende Organ charakteristische Form zwingen. Unter anderen beruft sich Sachs auch auf die von Beyerinck genau untersuchten Gallenbildungen, bei denen eine geringe Menge des vom Insect ausgeschiedenen Stoffes eine charakteristische Formbildung hervorruft. Jede besondere Gestaltung an einem Organismus würde auf die Thätigkeit eines besonderen Formfermentes oder Wuchsenzymes (Beyerinck 88, p. 26) zurückzuführen sein. Die Ansicht von Sachs ist von einigen Forschern, z. B. Goebel, Möbius, anerkannt, von anderen, wie Pfeffer, Vöchting, Reinke, bestritten worden. Bei einer Hypothese wie der von Sachs, die in einem so lockeren, vieldeutigen Zusammenhang mit den Thatsachen steht, kann man kein entschiedenes Ja oder Nein aussprechen; man kann nur fragen, ob sie nach irgend einer Richtung neue Anregung schafft. Nun hat Sachs das grosse Verdienst, zur Zeit seiner ersten Abhandlung über Stoff und Form (1880) lebhaft betont zu haben, dass die Form der Pflanzenorgane nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei und dass

Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen (dies Wort im weitesten Sinne genommen) beruhen. Auf diesem allgemeinen Standpunkt wird jetzt wohl ein Jeder stehen, der sich mit diesen Fragen beschäftigt hat. Die specielle Hypothese von Sachs übergeht aber mit Stillschweigen, dass das Hauptträthsel der Form durch sie gar nicht berührt wird. Denn unter allen Umständen muss in den Zellen eine besondere Bildungssubstanz von bestimmtem materiellem Bau angenommen werden, die als Träger aller Art-Eigenschaften es überhaupt möglich macht, die verschiedenen Formfermente zu erzeugen. Diese Formfermente könnten nur als ein Mittel betrachtet werden, die der Organismus anwendet, um zu der nothwendigen Form zu gelangen. Die Einseitigkeit der Hypothese liegt darin, wesentlich nur dieses eine Mittel anzunehmen, während doch andere Mittel denkbar wären, die die Entfaltung der Formen herbeiführen könnten. Andererseits hat der von Sachs und Beyerinck hervorgehobene Gedanke, dass chemische Stoffe als specifische Reizmittel bei der Formgestaltung thätig seien, eine sehr grosse Bedeutung für die Zukunft. Jedenfalls enthält er eine Frage, die der weiteren experimentellen Forschung zugänglich ist.

Für die Zwecke meiner Untersuchung genügt zunächst die Vorstellung, dass jede Zelle eines Pilzes die erblichen Speciesmerkmale in irgend einer uns unbekannten Form als Anlagen beherbergt. So muss auch jede Fortpflanzungsweise als eine solche Anlage vorhanden sein, die man sich nach der klaren und anschaulichen Hypothese von de Vries (89) an eine bestimmte Art der Pangene gebunden vorstellen kann. Für die Entfaltung der Anlagen müssen in der Zelle besondere Verhältnisse eintreten, welche in einer bestimmten Weise von äusseren Bedingungen abhängen. Die einzelne Anlage ist aber kein isolirtes Gebilde, sondern steht von vornherein in gewissen Beziehungen zu andern in der gleichen Zelle vorhandenen Anlagen. Im Allgemeinen entfaltet sich die Anlage der Fortpflanzung erst dann, wenn das Wachsthum vorher in Thätigkeit gewesen ist. Die Pflanze muss erst in ein gewisses Reifestadium gelangen, in dem sie im Stande ist, zur Fortpflanzung überzugehen. Dieser Reife- oder Alterszustand bietet vielfach der Analyse grosse Schwierigkeiten dar, weil er durch verwickeltes Ineinandergreifen innerer und äusserer Factoren erreicht wird. Bei den Thallophyten, besonders den Pilzen, vereinfacht sich wieder das Problem, weil dieser Reife-

zustand sehr leicht durch äussere Einwirkungen herbeigeführt werden kann. Geht man von einem gut ernährten, vegetativen Entwickelungsstadium, dem Mycelium, aus, so lautet die Frage: unter welchen Bedingungen wird die darin als schlummernd gedachte Anlage der Fortpflanzung zum Leben erweckt? Da nun als solche Bedingungen nothwendig bestimmte äussere Einwirkungen in Betracht kommen, wie der Inhalt der ganzen Arbeit nachweist, so liegt die Bahn für eine physiologische Untersuchung frei und offen. Allerdings, sowie man weiter dringen und erforschen will, was die nächste nothwendige Folge dieser Einwirkungen ist, in welchem Zusammenhange diese mit dem eigentlichen Bildungsprocess stehen, kommt man gleich wieder auf fest verschlossene Thore. Die äusseren Einflüsse können bei der Fortpflanzung wie bei anderen Lebenserscheinungen nur als Reize betrachtet werden, die den unbekannten inneren Mechanismus auslösen und in Bewegung setzen. Diese Anschauung, die ihren umfassendsten Ausdruck in den Arbeiten Pfeffer's (vergl. die vortreffliche Darstellung in seiner Physiologie 1897, Einleitung) gefunden hat, lässt die Schwierigkeit des causalen Verständnisses in allen diesen Fragen nur zu deutlich hervortreten. Dazu kommt, dass die äusseren Einflüsse z. B. in Form der Nahrungsstoffe nicht bloss als auslösende Reize im engeren Sinne des Wortes wirken, sondern auch durch und gemäss ihrer Quantität nach mechanischen Verhältnissen. Man ist aber bisher gar nicht im Stande, diese verschiedenen Wirkungsweisen von einander zu trennen. Um so schwieriger wird das ganze Problem, als bei den Fortpflanzungsprocessen eine ganze Reihe verschiedener äusserer Bedingungen mehr oder minder nothwendig eingreifen. Unzweifelhaft haben aber diese Bedingungen nicht sämmtlich die gleiche Bedeutung für die Fortpflanzung. Schon bei meiner ersten Arbeit über *Hydrodictyon* (90) drängte sich die Nothwendigkeit auf, eine Unterscheidung zu treffen zwischen den Bedingungen, die für die Erregung des Fortpflanzungsprocesses wesentlich sind und solchen, die als allgemeine Lebensbedingungen ähnlich wie bei anderen Lebensprocessen wirksam sind. Alle meine späteren Erfahrungen haben den Werth dieser Unterscheidung noch schärfer hervortreten lassen; ich möchte sogar noch weiter gehen und unterscheiden:

1. Diejenigen Bedingungen, die unter allen Umständen für die Erregung des Fortpflanzungsprocesses wesentlich sind, die als die nothwendigen, die Formbildung auslösenden Reize anzusehen

sind. Man kann diese Bedingungen als die morphogenen Reize bezeichnen (Herbst 95, p. 421);

2. diejenigen Bedingungen, die für sich allein nicht den Bildungsprocess veranlassen können, aber bei ihm zum Unterschiede von anderen Lebensprocessen nothwendig mitwirken. Man kann diese als die speciellen Bedingungen bezeichnen;

3. diejenigen Bedingungen, die für die Fortpflanzung wie für jeden anderen Lebensprocess wirksam sind, die aber immer in weiten Grenzen ohne Nachtheil veränderlich sein können.

Nehme ich als Beispiel die Zoosporenbildung von *Saprolegnia*, so ist der Nahrungsmangel in der directen Umgebung des Hyphenendes der wesentliche auslösende Reiz. Die Gegenwart von flüssigem Wasser ist als eine specielle Bedingung des Processes zu bezeichnen, da sie ihn z. B. vom Wachsthum unterscheidet. Nahrung, Temperatur, Sauerstoff sind die allgemeinen Lebensbedingungen.

Das grösste Interesse knüpft sich an die morphogenen Reize. Sind sie als solche erkannt, so liegt ein klares physiologisches Problem vor. Wenn das wachsende Ende einer *Saprolegnia*-Hyphe durch Entfernung gewisser Nahrungsstoffe aus der nächsten Umgebung zur Zoosporenbildung gereizt wird, so muss die erste Reizwirkung in einer bestimmten inneren Veränderung der Zelle bestehen, woran sich dann die weiteren Glieder der Reactionskette anschliessen. Diese innere erste Veränderung, mag sie den Zellsaft oder sonst etwas betreffen, wird später erkannt werden. Vorläufig allerdings steht die Zellphysiologie auf einem zu niederen Standpunkt, um mit Erfolg die Frage zu beantworten. Bei dem heutigen Stande unseres in den Anfängen steckenden Wissens ist es überhaupt nur in wenigen einfachen Fällen gelungen, die morphogenen Reize aus der Menge der wirkenden äusseren Bedingungen herauszulösen. Wir werden im Verlauf der Untersuchung Fälle genug kennen lernen, in denen der Complex von Bedingungen einer Analyse sehr widerstrebt. Daraus folgt nur die Einsicht, wie schwer es ist, den richtigen Keil in das scheinbar undurchdringliche Problem zu treiben; das leitende Princip der ganzen Forschungsrichtung, die morphogenen Reize zu erkennen, bleibt desshalb doch in seinem Recht bestehen.

Die speciellen und allgemeinen Bedingungen der Fortpflanzung, die sowohl nach Art von Reizen, als nach Maassgabe ihrer Quantität wirksam sein können, setzen stets die Gegenwart der morphogenen

Reize voraus, da sie ohne diese überhaupt nicht zu ihrer Wirkung gelangen. Sie können aber trotz der vorhandenen Reize den Bildungsprocess unmöglich machen, wenn sie nicht in richtigem Grade einwirken. Nahrungsmangel kann Zoosporenbildung bei *Saprolegnia* nicht erregen, wenn nicht die Pilzhyphe in Wasser taucht, ebensowenig wenn sie bei einer Temperatur von 33° C. gehalten wird. Die Herstellung des richtigen Wirkungsgrades, wodurch die Hemmung beseitigt wird, löst dann auch die Zoosporenbildung aus; es wäre aber ein grosser Fehler, diese Aufhebung einer Hemmung mit dem eigentlichen erregenden Reiz zu verwechseln. Die Unterscheidung der speciellen von den allgemeinen Bedingungen gewährt den Vortheil, die engeren Beziehungen der ersteren zum Bildungsprocess hervorzuheben. Die allgemeinen Bedingungen versetzen den Organismus in den richtigen Reizzustand, in dem er der Fortpflanzung fähig ist, weil er für die morphogenen Reize empfänglich geworden ist. Die speciellen Bedingungen müssen bei dem Bildungsprocess selbst in bestimmter Weise mitwirken und charakterisiren ihn zum Unterschiede von anderen Lebensprocessen, z. B. vom Wachsthum. Aber wie häufig in solchen Dingen wird der Unterschied doch vielfach durch Uebergänge verwischt, und es ist eine rein praktische Frage, ob man später bei besserer Kenntniss auf die Unterscheidung Gewicht legen will. Wie sich herausgestellt hat, ist das Verhältniss der Fortpflanzung zu den allgemeinen Bedingungen immer ein anderes als beim Wachsthum, so dass auch dabei charakteristische Eigenthümlichkeiten der Fortpflanzung hervortreten.

Bevor ich zum eigentlichen Thema übergehe, wird es nöthig sein, den Begriff der Fortpflanzung, wie er für das Folgende maassgebend sein wird, festzustellen. Unter Fortpflanzung verstehe ich hier die Bildung von sich loslösenden Keimen, die durch ihre besonderen sichtbaren Structurmerkmale von den vegetativen Theilen unterschieden sind. Meist sind diese Keime einzellige Gebilde, die als Sporen bezeichnet werden, wenn auch vielfach frühzeitig an ihnen Zelltheilungen auftreten können (vergl. de Bary 84, p. 63). Diese Definition ist bis zu einem gewissen Grade einseitig, weil durch sie jene Vermehrungsprocesse ausgeschlossen werden, bei denen die sich loslösenden Keime mit den vegetativen Theilen im Wesentlichen übereinstimmen.

Daher wird die Vermehrung durch Sprossung, Spaltung oder durch beliebige Mycelstücke nicht weiter berücksichtigt; auch auf

die Sclerotien, bei denen die Sache viel zweifelhafter ist, gehe ich nicht weiter ein. Die Beziehungen der vegetativen Vermehrung zur typischen Fortpflanzung werden in einem besonderen Abschnitt berührt werden. Es ist unmöglich, überhaupt eine scharfe Abgrenzung der Fortpflanzungsprocesse zu treffen, weil bei manchen Pilzen, z. B. solchen mit Bildung von Hefeconidien, eine ganz allmähliche Differenzirung vegetativer Theile zu Fortpflanzungszellen bemerkbar ist.

Die Sporen der Pilze sowie der Myxomyceten und Bakterien, die ich ebenfalls berücksichtigen werde, treten in kaum übersehbarer Formenmannigfaltigkeit uns entgegen; jede Eintheilung scheitert daran, dass die Definitionen immer nur für gewisse Fälle gelten, während andere Fälle als Uebergangsformen jeder Einordnung spotten. Trotzdem muss der Versuch gemacht werden, der sich nur darauf beschränken kann, die wesentlichen Typen zu definiren. Ich unterscheide drei Hauptgruppen von Sporen:

1. Kinosporen,

d. h. alle Sporen, die durch einen relativ einfachen Theilungsvorgang entstehen und hauptsächlich der Vermehrung und Verbreitung dienen.

Zu den Kinosporen gehören die beweglichen Zoosporen, ferner die durch äussere Mittel passiv bewegten Conidien, gleich ob sie in einem Sporangium oder durch Abschnürung entstehen. Eine besonders hoch entwickelte Form stellen die in den Pycniden erzeugten Sporen vor.

2. Paulosporen[1]),

d. h. alle Sporen, die durch einen einfachen Umwandlungsprocess von Zellen oder kernhaltigen Zelltheilen zu dickwandigen Ruhezellen werden und der Erhaltung unter ungünstigen äusseren Lebensbedingungen dienen.

Hierzu gehören die als Gemmen oder Chlamydosporen bezeichneten Ruhezellen von Mucorineen, Saprolegnieen, *Hypomyces*-Arten etc., die Cysten der Myxomyceten, der Flagellaten etc.

---

1) Ich bemerke, dass dieser Ausdruck bereits von Haeckel (System. Phylogenie I, 1894, p. 84) angewendet worden ist.

3. Carposporen,

d. h. alle Sporen, die in Folge eines verwickelteren Bildungsprocesses, oft in besonders gestalteten Früchten entstehen und bald mehr der Vermehrung, bald mehr der Erhaltung, meist beiden Zwecken zugleich dienen.

Hierzu gehören die Zygoten der Mucorineen, Oosporen von Saprolegnieen, Peronosporeen, die Sporen der Ustilagineen, Ascomyceten- und Basidiomyceten-Früchte.

Am klarsten liegt die Unterscheidung der drei Sporenformen, wenn sie bei der gleichen Species vorkommen. So sind bei den Mucorineen die Conidien der Sporangien als Kinosporen, die Gemmen als Paulosporen, die Zygoten als Carposporen zu bezeichnen. In ähnlicher Weise vertheilen sich bei den Saprolegnieen die Zoosporen, Gemmen, Oosporen oder bei *Hypomyces* die Conidien, Gemmen, Ascosporen. Bei anderen Pilzen begegnet man der oben hervorgehobenen Schwierigkeit der Unterscheidung. Ganz besonders gilt dies von der Abtrennung der Carposporen, die man je nach den Species einerseits als höher differenzirte Formen der Kinosporen, andererseits als solche der Paulosporen betrachten kann. Es wäre sehr angenehm, wenn man das Hauptgewicht auf die geschlechtliche Fortpflanzung legen könnte. Das geht aber nicht an. Denn bei nahverwandten Arten kann die gleiche Sporenart geschlechtlich oder ungeschlechtlich entstehen. Ferner ist, wie allgemein bekannt, die sexuelle Entstehung der Carposporen bei den höheren Pilzen nicht nachgewiesen. Der von mir angewandte Ausdruck „verwickelterer Bildungsprocess“ ist ein sehr relativer Begriff. Die höheren Fruchtformen haben sich ganz allmählich aus den niederen entwickelt. Die Conidienfrüchte nach Art der Pycniden sind ausserdem complicirter gebaut als die Zygoten mancher Pilze. In der Abtheilung der Uredineen kann man die Uredosporen als Kinosporen, die Aecidiosporen als Carposporen auffassen; die Teleutosporen sind aber doch so hoch entwickelte Paulosporen, dass sie mit grösserem Recht als eine zweite Form von Carposporen aufzufassen sind. Gerade die Unterscheidung der Paulo- und Carposporen ist in manchen einfacheren Fällen überhaupt nur conventionell zu treffen. Die Dauerzellen von Chytridien, Entomophthoreen gehören ihrer einfachen Bildung nach zu den Paulosporen; bei gewissen Arten geschieht aber ihre Bildung durch einen Geschlechtsprocess in vollkommen analoger Weise wie

bei den Zygoten der Mucorineen. In der grossen Reihe der Ascomyceten, die ich in der von Schroeter vorgeschlagenen Umgrenzung annehme, haben wir alle Uebergangsstadien von Paulosporenartigen Formen wie bei *Saccharomyces* bis zu den Sporen in hoch entwickelten Früchten. Ich werde nun in der Arbeit die Sporen von *Saccharomyces* und anschliessend auch die der Bakterien als einfache Carposporen betrachten.

Solche Schwierigkeiten sind, wie jede nähere Ueberlegung zeigt, auch mit anderen Arten der Eintheilung verbunden. Wenn man sich des begrenzten Werthes jeder solchen Eintheilung bewusst bleibt, und im gegebenen Falle die vorhandenen Uebergangsformen als solche erkennt und erwähnt, kann die von mir vorgeschlagene Eintheilung zur Erleichterung der Uebersicht von Vortheil sein.

Mein eigentliches Thema werde ich in folgenden Abschnitten behandeln:

I. Die Bedingungen der Fortpflanzung.
II. Das Verhältniss von Wachsthum und Fortpflanzung.
III. Das Verhältniss der verschiedenen Fortpflanzungsformen der gleichen Species.
IV. Die Bedeutung der Fortpflanzung.

I. Die Bedingungen der Fortpflanzung.

In der Besprechung des vorliegenden Themas muss ich mich auf solche Pilze oder andere niedere Organismen beschränken, von denen künstliche Reinkulturen herzustellen sind. Denn nur solche können als Ausgangsmaterial für die experimentelle Bearbeitung des Problems dienen. Die Pilze sind für die Aufgabe besonders geeignet, weil man von ihnen ein gut ernährtes, vegetatives Mycelium gewinnen und für dieses die klare Frage stellen kann: welche Umstände zwingen dies Mycelium zur Bildung der Fortpflanzungsorgane? Die praktischen Erfahrungen lehren, dass eine Reihe äusserer Einflüsse als solche Umstände eine Rolle spielen und dass die Abhängigkeit jeder Fortpflanzungsweise eines Organismus von bestimmten äusseren Bedingungen zu seinen specifischen Charakteren gehört. Im Gegensatz zu meinen früheren Arbeiten, in denen diese Abhängigkeitsverhältnisse für einzelne Organismen behandelt worden sind, will ich an dieser Stelle die einzelnen maassgebenden Bedingungen in ihrer Bedeutung für die ver-

schiedenen Organismen behandeln. Bei allen diesen Betrachtungen kommt es vor Allem darauf an, die Bedeutung der Bedingungen für das erste Entstehen der Fortpflanzungsorgane und mehr gelegentlich für ihre weitere Ausbildung bis zur Reife hervorzuheben. Dagegen ist nicht beabsichtigt, die Entwickelung der Organe von Anfang bis zu Ende im Zusammenhang mit den äusseren Verhältnissen im Einzelnen zu verfolgen. Da immer mehrere äussere Factoren gleichzeitig bei den Fortpflanzungsprocessen mitwirken, werde ich im Verlauf der Arbeit hierauf aufmerksam machen. In einem kurzen Schlusscapitel dieses Abschnittes will ich dann das Zusammenwirken der verschiedenen Bedingungen besonders besprechen.

Ich gliedere den Inhalt des Abschnittes in folgende Capitel:

1. Der Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Substrates.
2. Luft und Wasser.
3. Sauerstoff.
4. Temperatur.
5. Licht.
6. Zusammenfassung.

1. Der Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Substrates.

Die Pilze entwickeln sich auf den verschiedensten Substraten; es giebt kaum eine in der Natur vorkommende organische Substanz, die nicht unter Umständen als Nahrung von Pilzen verwendet werden kann. Zahlreiche Arbeiten, vor Allem die von Nägeli, Reinke, Pfeffer (vergl. dessen Physiologie I, Cap. VII) beschäftigen sich mit der Abhängigkeit des Pilzwachsthums von der chemischen Zusammensetzung des Nährmediums; sie lehren, in welchem Verhältniss die Menge der gebildeten Trockensubstanz zu der Quantität und Qualität der als Nahrung gegebenen Substanzen steht. Die Resultate dieser Studien sind aber für unser vorliegendes Thema nicht direct verwendbar, weil dabei keine Unterscheidung zwischen Wachsthum und Fortpflanzung gemacht worden ist. Für unsere Fragen liegt das Hauptgewicht darauf, zu entscheiden, welchen Einfluss die Ernährungsverhältnisse auf die Fortpflanzung im Gegensatz zum vegetativen Wachsthum ausüben. Von vornherein wird

man annehmen dürfen, dass mit dem Eintritt jeder Fortpflanzung Aenderungen der Ernährung nothwendig verbunden sind. Es wird darauf ankommen, diese Aenderungen festzustellen und zu erforschen. Für diesen Zweck ist es nöthig, die Frage zu zerlegen. Man muss einmal fragen, welche Aenderungen in der Ernährung nöthigen ein vorher normal ernährtes Mycelium zur Bildung von Fortpflanzungsorganen? Zweitens ist zu fragen, welchen Einfluss auf die Fortpflanzung hat eine verschiedenartige Ernährung des Myceliums oder die Gegenwart anderer nicht direct ernährender Substanzen?

A. Der Einfluss einer Nahrungsänderung bei einem normal ernährten Mycelium.

Unter einem normal ernährten Mycelium verstehe ich ein solches, das in dem natürlichen Nährsubstrat des betreffenden Pilzes oder in einem künstlichen Substrat von annähernd gleich günstiger Zusammensetzung aufgewachsen ist. Normal ernährt ist ein Mycelium von *Coprinus ephemerus*, das auf Mist sich ausgebildet hat, ebenso ein solches, das sich in Agar-Agar mit alten *Vicia Faba*-Stengeln entwickelt hat, da meine Versuche die sehr günstige Wirkung dieses Substrates beweisen. Das Gleiche gilt für *Saprolegnia mixta*, die anstatt auf todten Insecten in Erbsenwasser kultivirt wird und ebenso für andere Pilze. Für die Versuche ist es sehr rathsam, ein ganz bestimmtes Substrat anzuwenden, um genau vergleichbare Resultate zu erlangen. Denn der gleiche Pilz kann bei der Kultur auf verschiedenartigen Substraten doch etwas verschiedene Eigenschaften erhalten. Wo es möglich ist, bleibt auch die Kultur in Flüssigkeiten sehr vortheilhaft, weil das Mycelium darin sehr gleichmässig ernährt wird. Für das Folgende ist stets vorausgesetzt, dass alle anderen äusseren Bedingungen in günstigem Grade einwirken.

Für viele Pilze ist nachweisbar eine Aenderung in der Ernährung der wesentliche Reiz, der die Bildung der Fortpflanzungsorgane auslöst. Am klarsten tritt diese Thatsache bei solchen Pilzen hervor, bei denen der Bildungsprocess in relativ kurzer Zeit z. B. innerhalb 24 Stunden abläuft. Die plötzliche Entziehung der Nahrung aus der unmittelbaren Umgebung des Myceliums wird zum Anlass für den Eintritt der Fortpflanzung. Beispiele hierfür lassen sich unter allen drei Arten von Sporen finden.

Unter den Kinosporen ist das beste Beispiel die Zoosporenbildung von *Saprolegnia* (Klebs 99, p. 106). Die Sporangien treten stets dann auf, wenn die wachsenden Hyphenenden des Myceliums in ihrer nächsten Umgebung von einem Nahrungsmangel betroffen werden. Der eigentliche Reiz liegt in der Verminderung der Concentration eines wesentlichen organischen Nährstoffes bis zu einem gewissen Minimum, von dem ab jede weitere Verdünnung die Sporangienbildung immer lebhafter erregt. Den höchsten Grad erreicht diese, wenn der Nährstoff plötzlich und dabei völlig entfernt wird. Das Concentrations-Minimum hängt von dem Nährwerth ab, den die betreffende Substanz für das Leben des Pilzes besitzt und liegt um so tiefer, je höher der Nährwerth ist. Es liegt z. B. bei 0,005 % Pepton, 0,01 % Hämoglobin, 0,05 % Leucin, 0,1 % Asparaginsäure, 0,5 % Asparagin, 0,8 % Traubenzucker. Bei dem normalen Wachsthum von *Saprolegnia* auf todten Insecten im Wasser müssen die von diesen in die Umgebung ausstrahlenden Hyphen schliesslich in Flüssigkeitszonen kommen, deren Nahrungsmangel die Zoosporenbildung hervorruft.

Auch die Bildung von Kinosporen in Form von Conidien wird in ähnlicher Weise durch Veränderung der Ernährung veranlasst. *Ascoidea rubescens* Brefeld (91, p. 94), ein einfacher Ascomycet, den ich im alten botanischen Garten von Basel aufgefunden habe, wächst in Pflaumensaft nur in Form des Myceliums, so lange noch Nährstoffe reichlich vorhanden sind. Bei Verminderung dieser in Folge des Mycelwachsthums selbst tritt die Conidienbildung ein; am lebhaftesten, wenn man das Mycelium in reines Wasser versetzt. Sehr deutlich ist der Process zu beobachten, wenn das Mycelium in Agar-Agar-Gallerte gebracht wird, wo die wachsenden Zweige in Berührung mit dem nahrungsarmen Substrat dichte Trauben von Conidien abschnüren. Die gleiche Beziehung zum Nahrungsmangel zeigt die Conidienbildung von *Nectria cinnabarina* (Werner 98, p. 10). An dem Mycelium dieses Pyrenomyceten werden in flüssigen Medien bei Verringerung der organischen Nahrung eine Unmasse einfacher Conidien gebildet, während bei rechtzeitiger Erneuerung der Nährflüssigkeit nur vegetatives Wachsthum möglich ist. Zahlreiche Pilze werden sich in ähnlicher Weise verhalten, während dann in anderen Fällen die Einwirkung des Luftlebens als Reizmittel der Kinosporenbildung eine sehr wichtige Rolle spielt. Aber wie auch bei solchen Kinosporen, die nur in der Luft sich ausbilden, die Nahrungsverminderung von wesentlicher

Bedeutung ist, geht aus dem Verhalten Pycniden-bildender Pilze hervor. Ich untersuchte eine unbestimmte Pycnidenform, ferner *Pestalozzia truncatula*. Ein Mycelium aus Nähragar bildet in feuchter Luft sogleich zahlreiche Pycniden. Auf dem Substrat selbst entstehen die Pycniden immer erst nach Verminderung der Nahrung durch das Mycelium selbst.

Die Paulosporen stellen ganz allgemein deutliche und schon längst bekannte Beispiele für die Reizwirkung des Nahrungsmangels dar. Für die Bildung der einfachen Cysten von Flagellaten, Infusorien, Heliozoen, Protococcoideen ist Nahrungsmangel stets einer der wesentlichsten Anlässe. Wenn doch andere Factoren wie Wassermangel, zu hohe oder zu niedere Temperatur u. s. w. in ähnlicher Weise wirken, so wird auch diese Wirkung sich auf die Verhinderung der Nahrungsaufnahme zurückführen lassen. Die Gemmen von *Fumago* (Zopf 78, p. 310), *Chaetomium* (Zopf 81, p. 242), von Mucorineen (Reess 70, p. 389, van Tieghem 75, p.357, Klebs 96, p. 526) können jederzeit mit Sicherheit erhalten werden, wenn das Mycelium einem starken Nahrungsmangel ausgesetzt wird.

Eine Anzahl typischer Paulosporen entsteht sowohl innerhalb des Nährmediums wie ausserhalb in der Luft; dazu gehören z. B. die Gemmen von *Hypomyces*-Arten (Brefeld 91, p. 184), von *Mortierella* (van Tieghem 73, p. 357). Während van Tieghem für die Gemmen von *Mortierella* Nahrungsmangel als Bedingung annimmt (75, p. 97), bestreitet Bachmann (99, p. 46) den entscheidenden Einfluss dieses Factors. Für die im Substrat gebildeten Gemmen ist die Ansicht van Tieghem's jedenfalls richtig. Die Gemmen bilden sich bei *Mortierella* ebenso wie nach meinen Untersuchungen diejenigen von *Mucor racemosus, Hypomyces spec.* dort, wo in der Umgebung von Hyphenzweigen die Nahrungsmenge durch das Mycelium selbst verringert worden ist. Auf den absoluten Mangel an Nährstoffen kommt es nicht an, wenn auch ein solcher die lebhafteste Gemmenbildung hervorruft. Nöthig ist, dass die Menge der Nahrungssubstanz unter ein gewisses Minimum sinkt, dessen Werth von der chemischen Beschaffenheit des Nährstoffes, vor Allem von der specifischen Natur des Organismus abhängt. Denn in einem Substrat, wo z. B. Gemmenbildung von *Mucor racemosus* stattgefunden hat, können andere Pilze noch lebhaft wachsen.

Bei den in der Luft gebildeten Stielgemmen von *Hypomyces, Mortierella* kommt nun die Einwirkung des Luftlebens als Reiz-

mittel hinzu, was im folgenden Capitel besprochen wird. In Folge der Lufteinwirkung sind die Luftgemmen vor den im Substrat erzeugten Gemmen durch dickere Membran und kleine warzige Verdickungen ausgezeichnet (Brefeld l. c., Bachmann l. c.).

Unter den ganz einfachen Carposporen, die ebenso gut als Paulosporen zu bezeichnen sind (s. p. 89), beanspruchen die Sporen von Bakterien und Saccharomyceten ein besonderes Interesse. Während die Hefearten, so lange ihnen genügende Nahrung zu Gebote steht, sich nur durch Sprossung vermehren, gehen sie zur Sporenbildung über, wenn „unter Gegenwart von Wasser und sauerstoffhaltiger Luft bei geeigneter Temperatur die Nahrungszufuhr entzogen oder auf ein Minimum beschränkt wird“ (de Bary 84, p. 289). Reess (70) erhielt die Sporen, als er Bierhefe auf Scheiben von Kartoffeln, Kohlrabi, d. h. schlechten Nährsubstraten des Pilzes kultivirte. Später führte Engel die Gypsblöcke zur Gewinnung der Sporen ein. Ihr Vortheil besteht nach meiner Meinung darin, die mit der Hefe mitgebrachte Nährflüssigkeit rasch aufzusaugen, so dass die Zellen schnell einem völligen Nahrungsmangel ausgesetzt werden. Die Bedeutung des Nahrungsmangels für die Bildung der Sporen trat etwas in den Hintergrund, als Hansen seine wichtigen Arbeiten über die Hefearten bekannt machte. In seinem Aufsatz über die Sporenbildung (83) hebt Hansen als wichtige Factoren hervor: 1) Verwendung von jungen lebenskräftigen Zellen; 2) Zutritt von Luft; 3) eine ziemlich hohe Temperatur. Bei Berücksichtigung dieser Bedingungen gelingt es nach Hansen stets sicher die Sporenbildung zu veranlassen. So richtig das an und für sich ist, so ist doch dabei die Hauptsache, der Nahrungsmangel vergessen worden. Gesunde Zellen für den Versuch anzuwenden, ist natürlich nothwendig; wir gehen bei allen diesen Betrachtungen von der Voraussetzung aus. Die Temperatur hat jedenfalls keine specifische Bedeutung für den Eintritt der Sporenbildung; nach ihr regulirt sich nur die Schnelligkeit des Bildungsprocesses, und sie ist in der Nähe des Optimums förderlich, weil sie die Wirkung des Nahrungsmangels beschleunigt. Auf die noch nicht erledigte Streitfrage nach der Rolle des Sauerstoffs komme ich erst später zu sprechen. Auch ihm gebührt nicht die Bedeutung eines morphogenen Reizes, da nie nachgewiesen worden ist, dass lebhafte Zufuhr von Sauerstoff bei guten Nährlösungen die Zellen zur Sporenbildung veranlassen kann. Gerade dem Nahrungsmangel schreibt Hansen in der ersten Arbeit keinen

Werth zu, da er es für wenig wichtig hält, ob Nährstoffe den Zellen zur Verfügung stehen oder nicht[1]). In seiner neuesten Arbeit (99, p. 4) spricht sich Hansen dahin aus: die Sporenbildung trete bei der Zelle ein, wenn sie sich unter solchen Verhältnissen befindet, dass Sprossbildung nicht möglich ist und das ereigne sich sowohl, wenn es ihr an Nahrung fehlt, als auch, „wenn ihre Entwickelung in einem Ueberschuss von Nahrung enthaltenden Substrate vor sich geht". Aus den Angaben lässt sich nicht entnehmen, wie ein Ueberschuss von Nahrung das Wachsthum hemmen und die Sporenbildung veranlassen sollte. Vielleicht beruft sich Hansen auf die von ihm früher gemachte Beobachtung, dass die Hefezellen auf Gelatine mit oder ohne Nährsubstanz Sporen bilden. Wenn Zellen auf Nährgelatine zur Sporenbildung übergehen, so beweist das aber keineswegs, dass bei fortgehender Ernährung Sporenbildung eintritt. Denn auf einem solchen festen Substrat häufen sich an der Impfstelle durch lebhafte Sprossung so massenhaft Zellen an, dass sehr rasch die Nahrung an der Stelle verbraucht wird und die oberen Schichten der Zellen nicht mehr mit dem Substrat in Berührung stehen.

Der sehr leicht sporenbildende *Schizosaccharomyces octosporus* Beyerinck (94, p. 49) wächst in zuckerreichen Nährflüssigkeiten in üppigster Sprossung, während er auf einem festen Substrat mit der gleichen Nährlösung aus den eben angeführten Gründen sehr schnell zur Sporenbildung übergeht. Möglich wäre noch ein anderer Grund, der bei Gegenwart unveränderter Nährstoffe doch die Zellen zur Sporenbildung bringen könnte. Wenn in einer solchen Nährlösung von vornherein oder erst durch die Thätigkeit der Zellen selbst gewisse Substanzen vorhanden wären, die eine Nahrungsaufnahme von Seiten der Zellen beschränkten, so könnten diese in Folge des Nahrungsmangels trotz vorhandener Nahrung gezwungen werden, Sporen zu bilden. Ein Nachweis dafür ist bis jetzt nicht geliefert worden; ich möchte die Annahme überhaupt für weniger wahrscheinlich halten, weil nach meinen bisherigen Erfahrungen solche die Ernährung und das Wachsthum hemmenden Stoffe noch stärker hemmend auf die Fortpflanzung wirken.

---

1) In der auf Hansen's Arbeiten beruhenden Darstellung von Jörgensen „Die Mikroorganismen der Gährungsindustrie" 4. Aufl., 1898, werden die Gesetze (!) der Sporenbildung bei Saccharomyceten besprochen. Die Hauptsache, die Bedeutung des Nahrungsmangels, wird überhaupt mit keinem Wort erwähnt.

Der Sporenbildung von *Saccharomyces* entsprechend verhält sich die Sporenbildung der Bakterien. Für *Bacillus anthracis* wies Buchner (90, p. 2) zuerst nach, dass dieser Organismus in guten Nährlösungen sich nur vegetativ vermehrt und erst bei Nahrungsmangel zur Sporenbildung übergeht. Da die Angaben Buchner's von verschiedenen Seiten bestritten wurden, hat Schreiber (96) in meinem Laboratorium die Bedingungen der Sporenbildung bei *Bacillus anthracis*, *subtilis* und *tumescens* untersucht. Für alle drei Arten ergab sich das Resultat, dass die Entziehung der Nahrung die Bakterien nöthigt, Sporen zu bilden, wenn alle anderen Bedingungen wie Sauerstoff, Temperatur u. s. w. mitwirken. Gegen die Richtigkeit der Folgerung hat Migula (97, p. 177) das Resultat des folgenden Versuches eingewendet: Er setzte einer Bouillonkultur mit Milzbrandbacillen, die „kurz vor der Sporenbildung" stand, trockenes Pepton und Fleischextract zu, d. h. also sehr gute Nährstoffe. Trotzdem kam es nicht zu einer entsprechenden Vermehrung, sondern die Hauptmasse der Zellen fuhr fort, sich auf die Sporenbildung vorzubereiten (!). Erst bei Verdünnung der Bouillon mit Wasser trat lebhafte Vermehrung ein, und die Sporenbildung unterblieb. Daraus folgert Migula, dass die Anhäufung von Stoffwechselproducten die Veranlassung zur Sporenbildung abgebe. Zuerst müsste doch nachgewiesen werden, dass Stoffwechselproducte eine solche Wirkung auszuüben vermögen; dann fragt es sich, ob sie eben nicht die Nahrungsaufnahme behindern (siehe vorhin). Aber der Versuch beweist überhaupt sehr wenig. Denn es geht aus ihm nicht hervor, ob die nach Zusatz der Nährstoffe beobachtete Sporenbildung nicht schon vorher so eingeleitet worden war, dass die Nährstoffe auf solche Zellen gar keine Wirkung mehr ausüben konnten. Es wird gar nicht angegeben, wie viel Sporen nach dem Zusatz gebildet worden waren. Zweifellos sind die Stoffwechselproducte nicht nothwendig für die Sporenbildung, wie die Versuche mit reinem Wasser darlegen, wenn auch die Möglichkeit einer solchen Wirkung zuzugeben ist.

Denkbar wäre es noch, dass in dem Versuche von Migula die Concentration der Nährlösung das Wachsthum behindert und die Sporenbildung hervorgerufen hätte. Aber nach den bisherigen Erfahrungen bei Bakterien wie anderen Organismen wird bei steigender Concentration [illegible] zuerst die Fortpflanzung und erst später das Wachsthu[illegible]



Diejenigen Carposporen, die sich schon deutlicher als die Sporen der Bakterien von den Paulosporen unterscheiden, weisen die gleiche Abhängigkeit vom Nahrungsmangel wie diese auf. Die Zygoten von *Basidiobolus ranarum* Eidam (87) werden nach der eingehenden Untersuchung von Raciborski (96), die ich durchaus bestätigen kann, stets erst in Folge von Nahrungsmangel gebildet. Der Bildungsprocess verläuft ebenso in flüssigen Medien wie in erstarrter Agar- oder Gelatine-Gallerte. Im Princip ähnlich verhält sich die Oosporenbildung von *Saprolegnia mixta*, die für die Frage von besonderem Interesse ist, weil deutlich differenzirte männliche und weibliche Organe in Betracht kommen. Ferner bietet sich bei diesem Pilz die Gelegenheit darauf hinzuweisen, wie der gleiche äussere Factor, der Nahrungsmangel, die Bildung der beiden verschiedenen Fortpflanzungsarten der Zoosporen und Oosporen erregt; das Verhältniss beider Bildungsprocesse zu dem gleichen Factor ist verschiedenartig. Während die Zoosporenbildung nur eintritt, wenn die wachsenden Enden des Myceliums direct den Nahrungsmangel empfinden, kommt es für die Oosporenbildung nicht darauf an Die wachsenden Hyphen können noch von Nahrungstoffen umgeben sein; aber die älteren, weiter zurück liegenden Theile müssen von einem Nahrungsmangel betroffen werden. Das Concentrations-Minimum von den wesentlichen Nährstoffen liegt ausserdem für die Oosporenbildung höher als für die Zoosporenbildung. Die Verringerung der Nahrungsmenge bewirkt in den Hyphentheilen unbekannte Veränderungen, die den ganzen Stoffwechsel in eine neue Richtung lenken und schliesslich zur Oosporenbildung führen. Die in die Umgebung ausgeschiedenen Stoffwechselproducte spielen bei der Auslösung keine Rolle; sie können schon bei relativ geringer Ansammlung den Bildungsprocess sehr schädigen. Die Antheridienbildung hängt im Wesentlichen von dem Zustand des Oogoniums ab, da dieses durch chemische Reize benachbarte Hyphen zu männlichen Organen umwandeln kann (de Bary 81, p. 85). Reichlicher Zusatz von Phosphaten befähigt die Oogonien solche chemische Reize auszuüben. Doch gelingt es leicht, z. B. in Lösungen von Hämoglobin, die Antheridienbildung völlig zu unterdrücken, ohne dass die Oosporenbildung selbst anscheinend irgendwie beeinflusst wird (Klebs 99, p. 120).

Die bisher besprochenen Pilze können als Vertreter zahlreicher gelten, bei denen die Carposporen wesentlich nur mangel in dem flüssigen Medium hervorgerufen

werden. Den Uebergang zu den mehr als Landpflanzen entwickelten Formen bildet *Ascoidea*, die an ihrem Mycelium, wie Brefeld (91, p. 100) beschreibt, einfache vielsporige Asci erzeugt. Nach meinen Untersuchungen lässt sich ein vorher in Pflaumensaft gut ernährtes Mycelium sicher zur Ascusbildung bringen, wenn man es in reines Wasser versetzt und bei einer Temperatur von 20—25° hält. Bereits nach 24 Stunden können die ersten Asci erscheinen. Aber die Asci können ebenso an Lufthyphen entstehen, und, wenn auch wahrscheinlich schon eine Veränderung der Nahrung im Substrate selbst dabei mitwirkt, so kann doch die Einwirkung des Luftlebens für den Process sehr förderlich sein. Viel auffallender ist diese gleichzeitige Einwirkung der Luft bei der Bildung der Früchte der höheren Ascomyceten und Basidiomyceten. Hier handelt es sich um complicirt gebaute Organe, deren Bildung oft längere Zeit in Anspruch nimmt, so dass bei ihnen nicht bloss die Bedingungen des ersten Entstehens, sondern auch die der weiteren Ausbildung bis zur Reife zu beachten sind. Bei der heutigen Sachlage muss ich mich beschränken, auf einige wesentliche Punkte hinzuweisen. Ich berufe mich dabei auf Untersuchungen, die ich an einigen Myxomyceten, wie *Didymium difforme* und *effusum*, an *Pleospora Sarcinulae* (vergl. Mattirolo 89) und *Coprinus ephemerus* (Brefeld 77, p. 109) angestellt habe.

Der Ausgangspunkt für die richtige Beurtheilung liegt nach meiner Meinung in der Thatsache, dass das Plasmodium der Myxomyceten ebenso wie das Mycelium von *Pleospora*, *Coprinus* etc. nur dann zur Fruchtbildung übergeht, wenn eine Aenderung der für das Wachsthum günstigen Ernährung eintritt. Ein kleines Plasmodiumstück wurde Juni 1898 auf Agar-Agar mit *Vicia Faba*-Stengeln gebracht und entwickelte sich weiter. Ein Stück des vergrösserten Plasmodiums wurde auf neuen Nähragar gesetzt und so fort bis zum Abbruch des Versuches November 1899. Niemals trat Fortpflanzung ein, so lange das Plasmodium mit frischer Nahrung in Berührung war. Auf dem gleichen Substrat von Agar-Agar mit *Vicia Faba* wurde das Mycelium von *Coprinus* und *Pleospora* kultivirt, und nie trat Fruchtbildung ein, wenn für Erneuerung der Nahrung gesorgt wurde. Wenn dagegen ein Stück Agar mit einem Plasmodium in einer flachen Schale mit etwas Wasser versetzt wurde, das die noch vorhandenen Nährstoffe rasch der Gallerte entzog, trat Fruchtbildung des *Didymium* ein, bald in kürzerer Zeit (nach 24 Stunden), bald nach mehreren Tagen, wenn das

Plasmodium sich erst kurze Zeit auf frischem Nähragar befunden hatte. Ebenso lässt sich auf einem Agarstück mit Mycelium von *Pleospora Sarcinulae* mit Sicherheit die Perithecienbildung erreichen, wenn das Agarstück in feuchte Luft gebracht wird. Die Anfänge treten in wenigen Tagen auf, aber es dauert mehrere Wochen bis zur Reife der Sporen. Lässt man das Plasmodium oder das *Pleospora*-Mycelium auf dem Substrat der Kultur, so muss der Moment kommen, wo die begrenzte Nahrungsmenge stark vermindert und auch wohl qualitativ verändert ist; dann tritt bei beiden Organismen die Fruchtbildung ein. Bei *Didymium difforme* wird die Hauptmasse des Plasmodiums zur Fruchtbildung verwendet. Die junge Frucht von *Pleospora* versieht sich gleich am Anfang mit den nöthigen Reservestoffen und ist in ihrer eigentlichen Entwickelung vom Mycelium unabhängig, das in den Versuchen mit kleinen Mycelstücken nach wenigen Tagen in einen Dauerzustand übergeht. Bei beiden Organismen ist die Einwirkung der Luft sehr förderlich, aber nicht entscheidend, da sowohl *Didymium* (siehe später) als *Pleospora* ihre Früchte unter Wasser auszubilden vermögen.

Coprinus kann als Typus der höchst entwickelten Pilze gelten. Auch bei ihnen kann das Mycelium nur an solchen Stellen, wo in der Umgebung frische Nahrung zu mangeln beginnt, Früchte bilden. Daher beobachtet man bei einer Kultur auf Agar-Agar mit *Vicia Faba*-Extract die ersten und dabei sehr zahlreichen Fruchtanfänge dort, wo das Mycelium aus der Gallerte auf die Glaswand hinaufgekrochen ist. Aber die junge Fruchtanlage muss noch einige Zeit neue Nahrung aus dem Mycelium beziehen, wenn sie gut zur Reife kommen soll. Allerdings lassen sich auf einem relativ kleinen (1 qcm) Agarstück mit Mycelium in nahrungsfreier Umgebung Fruchtansätze beobachten. Doch nur selten kommt es zu kümmerlichen Früchten; die meisten Anlagen werden zu sclerotienartigen Bildungen. Für die Nahrungsaufnahme im ersten Entwickelungsstadium der Frucht ist es wesentlich, dass die Nahrungstoffe, die z. B. an der Peripherie aufgenommen werden können, beim Durchgang durch die älteren Myceltheile schon verändert und für die Frucht geeignet gemacht werden. Frische Nahrung, die direct der jungen Frucht gegeben wird, zwingt sie zu einem Rückfalle ins vegetative Wachsthum. Je grösser und complicirter gebaut der Fruchtkörper eines Basidiomyceten ist, um so längere Zeit muss diese Ernährung der jungen Frucht vor sich

gehen. Aber schon vor der Streckung und Ausbildung des Hutes ist die junge Frucht in Folge Aufspeicherung von Reservestoffen vom Mycelium unabhängig geworden und verlangt dann nur eine nahrungsarme, dabei wasserreiche Umgebung, um sich zur Reife zu entwickeln.

Vom ersten Anfang der Frucht bis zu ihrer Reife muss noch eine andere Bedingung mithelfen, die schon erwähnte Einwirkung des Luftlebens. Dadurch wird das Verständniss sehr erschwert; im folgenden Capitel wird das schwierige Problem näher behandelt werden.

Die Bedeutung des relativen Nahrungsmangels für die Fruchtbildung der höheren Pilze erklärt auch die oft beschriebene Thatsache der Hexenringe, die de Bary auf innere Gründe zurückführt. Die gleiche ringförmige Anordnung der Fortpflanzungsorgane beobachtet man in den Kulturen einfacherer Pilze (vergl. z. B. die hübsche Abbildung von *Volutella ciliata* bei Werner 98, p. 40).

Wenn die Nahrungssubstanz in einem festen Substrat ganz gleichmässig vertheilt ist, und die Entwickelung des Pilzes von der Spore aus an einem bestimmten Punkt beginnt, so muss das Mycelium sich nach allen Seiten gleichmässig kreisförmig ausbreiten. Vom Centrum aus, wo am längsten und stärksten das Substrat ausgesogen ist, muss auch die Nahrungsverminderung nach allen Seiten vorschreiten. Bei sehr einfachen Conidienträgern breitet sich der Fortpflanzungsprocess in dichter, kreisförmiger Masse aus. Wenn aber das Fortpflanzungsorgan in Folge seines stärkeren Nahrungsbedürfnisses das umgebende Mycelium in Anspruch nimmt, so kann sich erst in einiger Entfernung eine neue Fruchtanlage ausbilden. Bei der gleichmässigen kreisförmigen Anlage der ersten Fruchtanfänge müssen die nächsten daher in einem weiteren Ringe entstehen; es bilden sich die charakteristischen Zonen aus. Diese sind um so weiter von einander entfernt, je grösser das Nahrungsbedürfniss der Früchte ist.

Die regelmässige Anordnung von Früchten kommt nicht zu Stande, wenn die Nahrung sehr ungleichmässig vertheilt ist, namentlich wenn ein Theil der Nahrung noch in fester Substanz vorhanden ist. Dann kann an einer Stelle, wo die Nahrungsverminderung am weitesten vorgeschritten ist, eine Frucht entstehen, an einer anderen, wo sich mehr Nahrung vorfindet, erst sehr viel später. Bei langsamer und ungleichmässiger Verarbeitung der

festen Nährbestandtheile, z. B. der *Vicia Faba*-Stengel, durch *Coprinus* oder *Pleospora* können neue Fruchtkörper Wochen hindurch in unregelmässigster Vertheilung entstehen.

B. Der Einfluss der Ernährung als allgemeine Bedingung der Fortpflanzung.

Für jeden Pilz giebt es eine chemische Zusammensetzung des Nährsubstrates, bei der alle Lebensprocesse in höchster Intensität erfolgen können. Wir haben kennen gelernt, wie bei einem optimal ernährten Mycelium eine Nahrungsänderung als auslösender Reiz der Fortpflanzung thätig ist. Jetzt muss untersucht werden, in welcher Weise die Fortpflanzung beeinflusst wird, wenn die chemische Zusammensetzung des Nährsubstrates von vornherein verändert wird, so dass das Mycelium selbst davon betroffen wird. Zugleich kann sich damit die Untersuchung verbinden, auch den directen Einfluss bestimmter Substanzen auf den Fortpflanzungsprocess selbst zu prüfen. Da verschiedene Eigenschaften der chemischen Stoffe in Betracht kommen, will ich die Aufgabe nach drei Gesichtspunkten bearbeiten und untersuchen:

a) den Einfluss der Qualität der Nährstoffe,
b) den Einfluss der Quantität der Nährstoffe,
c) den Einfluss von Substanzen ohne oder von geringem Nährwerth, aber mit besonderen chemischen Eigenschaften.

Alle anderen äusseren Bedingungen sind auch hier als durchaus günstige vorausgesetzt.

a) Der Einfluss der Qualität der Nährstoffe.

Die Ansprüche, welche die einzelnen Pilze an die chemische Zusammensetzung der Substrate machen, sind ausserordentlich verschieden; die einen ernähren sich nur mit einer beschränkten Anzahl von organischen Substanzen, die anderen sind im höchsten Grade omnivor (vergl. Pfeffer 97, § 66, 67, 70). Die gleiche Substanz hat dabei für die einzelnen Species einen sehr verschiedenen Nährwerth. Ganz allgemein gilt aber die Regel, dass die Ernährung des Myceliums mit Substanzen, die für den betreffenden Pilz geringen Nährwerth haben, die Fortpflanzung beeinträchtigen. Das Mycelium geht bei mangelhafter Ernährung aus dem Reiz-

zustand in einen Starre-Zustand über, in welchem es auf die morphogenen Reize nicht oder schlecht reagirt. Je nach den Nahrungsansprüchen der Pilze kann dieser Starre-Zustand früher oder später, ganz oder theilweise eintreten; selbst die Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes werden in verschiedenem Grade durch die gleichen ungünstigen Nährstoffe beeinflusst. Die Paulosporen von Mucorineen, Saprolegnieen, *Fumago* etc., die Kinosporen von *Penicillium* etc. können auch auf den schlechtesten Nährböden, sogar auf oder im Wasser entstehen, schon aus dem Grunde, weil die in der keimenden Spore vorhandene Nahrungsmenge dem Zwecke genügt. Sobald aber die Fortpflanzungsorgane höhere Ansprüche machen, kann ihre Bildung durch qualitativ ungünstige Nahrung völlig gehemmt werden.

Besonders deutlich zeigt sich die oft entscheidende Bedeutung der Nahrungsqualität bei den Carposporen. Bei genügender Menge der Elemente Stickstoff, Kalium, Phosphor, Magnesium richtet sich die Zygotenbildung von *Sporodinia* nach der chemischen Qualität der dem Mycelium dargebotenen Kohlehydrate. Eine Anzahl von diesen ermöglicht den Process, so: Mannit, Dulcit, Traubenzucker, Laevulose, Galactose, Rohrzucker, Maltose, Dextrin. Dagegen ist die Zygotenbildung nicht möglich mit Sorbit, Sorbinose, Milchzucker, Raffinose, Inulin, Lichenin, Glykogen. Wir wissen nicht, durch welche Eigenschaften die chemisch so nah verwandten, zum Theil isomeren Stoffe eine so verschiedene Wirkung ausüben. Jedenfalls kann das Mycelium mit Hülfe der für die Zygotenbildung unbrauchbaren Stoffe wachsen und auch Kinosporen bilden. Für *Basidiobolus* wies Raciborski (96) nach, dass das Mycelium in einer Lösung von Ammoniaksulfat (1%) und Glykose oder Maltose (1—5%) in einen eigenthümlichen Palmellenzustand übergeht, ohne Zygoten bilden zu können. Ersetzt man den Traubenzucker durch Galactose, Milchzucker, Inulin, Glykogen, so unterbleibt das Palmellenstadium, und es erfolgt lebhafte Zygotenbildung.

Gehen wir zu Pilzen über, die sich mit Vorliebe von stickstoffhaltigen organischen Substanzen ernähren, so kann auch die Qualität dieser für das Auftreten der Fortpflanzungsorgane bedeutungsvoll sein. Ein kleines, gleich beschaffenes Mycelstück von *Saprolegnia mixta* erzeugt Oosporen in einer Lösung von Hämoglobin nach 1½ Tagen, in einer solchen von saurem äpfelsaurem Ammon nach 2½ Tagen, in Leucinlösung nach 3½ Tagen; die

Menge der gebildeten Oosporen ist beim Hämoglobin am grössten, beim Leucin am geringsten. In Lösungen von Harnstoff und verwandten Substanzen findet überhaupt keine erhebliche Oosporenbildung mehr statt. Besonders interessant ist das Verhalten des gleichen Pilzes gegenüber den beiden Hauptgruppen organischer Nährstoffe, den Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen. *Sporodinia* wächst sehr lebhaft mit Pepton, Albumin etc., erzeugt auch massenhaft Kinosporen aber niemals Zygoten. *Saprolegnia* dagegen wächst in Lösungen von Kohlehydraten, kann Anfangs Zoosporen bilden, aber Oosporen nur in sehr beschränktem Maasse und oft gar nicht. Als drittes Beispiel will ich *Coprinus* anführen, der auf Mist oder Agar-Agar mit *Vicia Faba*-Stengeln reichlich fructificirt. Auf Agar-Agar mit Pflaumensaft, bei dem neben den Kohlehydraten noch die organischen Säuren wirksam sind, gewöhnt sich das Mycelium sehr langsam an das Substrat; es bildet knäuelartige Geflechte, deren Zellen zum Theil oidiumartig auseinander fallen. Wirkliche Fruchtkörper habe ich nie erhalten.

Die Qualität der Nährstoffe beeinflusst nicht bloss die Entstehung, sowie die Menge der Fortpflanzungsorgane, sondern sie wirkt auch auf die Form der Organe ein. Schon das Mycelium selbst erscheint in verschiedener Form je nach der chemischen Zusammensetzung des Nährmediums. Wie Bachmann (95, p. 21) für *Thamnidium*, ich (Klebs 96, p. 506) für *Mucor racemosus* nachgewiesen habe, hat das Mycelium in einem zuckerreichen Nährboden dicke Haupthyphen mit stumpf endigenden Seitenästen und feinkörnigem, bräunlichem Inhalt. Bei Ernährung mit Pepton hat das Mycelium dünne Haupthyphen und sehr spitz endigende Seitenäste. Für *Saprolegnia* wies ich darauf hin, wie die Dicke des Durchmessers, die Stärke und Vertheilung der Zweige, die Beschaffenheit des Zellinhaltes mit der Zusammensetzung der Nährflüssigkeit variirt. Auch die Fortpflanzungsorgane sind in ihren Formen wandelbar je nach der Beschaffenheit der Nährstoffe. Die typische Form der Sporangienträger von *Thamnidium elegans* besteht aus einer Hauptachse mit grossem Endsporangium und kleinen wirtelig angeordneten Nebenästen, an denen kleine sporenarme Sporangiolen sitzen. Diese Form tritt nach Bachmann (95) nur auf, wenn dem Mycelium vorherrschend stickstoffhaltige organische Stoffe zur Verfügung stehen. Sowie die Nahrung hauptsächlich aus Kohlehydraten und Fetten besteht, zeigt sich stets eine andere Form der Sporangienträger. Die Hauptachse bildet

längere, spärlich verzweigte Nebenäste, deren Sporangien den Bau des Endsporangiums haben. Lehrreiche Beispiele der grossen Formveränderlichkeit gibt die Arbeit von Ray (97), in der der wechselnde Bau der Fruchtträger von *Aspergillus niger*, *Penicillium* etc. in Abhängigkeit von der chemischen Qualität der Nährstoffe beschrieben wird. In diesen Erscheinungen bieten sich wichtige Angriffspunkte für die Formphysiologie dar. Nicht bloss die Qualität der Nährstoffe, auch ihre Concentration, ferner die Temperatur u. s. w. beeinflussen mehr oder weniger tiefgreifend die Formgestaltung der Fortpflanzungsorgane. Hier muss ein kurzer Hinweis darauf genügen.

b) Der Einfluss der Quantität der Nährstoffe.

Von der absoluten Menge der vorhandenen günstigen Nährstoffe, die dem Mycelium zur Verfügung stehen, hängt die Zahl und Grösse der Fortpflanzungsorgane ab. Diese Thatsache widerspricht natürlich nicht der Ansicht von der Bedeutung des Nahrungsmangels als erregender Reiz. Ein Nahrungsmangel kann nur dann als ein solcher Reiz wirken, wenn das Mycelium vorher kräftig ernährt war. Eine ungenügende Menge Nahrung führt genau wie eine qualitativ ungünstige Nahrung das Mycelium in einen Starre-Zustand über. Die sehr einfachen Paulosporen wie die Cysten der Flagellaten, Infusorien etc., wie die Gemmen von *Mucor*, *Fumago* etc., können bei sehr geringer Nahrungsmenge entstehen. Dagegen Sporenformen, die grössere Ansprüche machen, werden durch zu geringe Nahrung in ihrer Bildung beschränkt oder ganz gehemmt. Wenn man Sporen von *Eurotium repens* auf ganz kleine Brotstücke aussät, so können auf diesen die ersten Fruchtanfänge entstehen; aber es kommt wegen Mangels an Nahrung zu keiner reifen Fruchtbildung, während noch kleine Conidienträger mit wenigen Sporen erzeugt werden. Auch bei *Sporodinia* verhalten sich Kino- und Carposporen verschieden in ihren Ansprüchen an die absolute Menge der Nährstoffe. Ein gleich zusammengesetzter Pflaumensaft genügte in einer Menge von 0,05 ccm noch zur Erzeugung von 19 Zygoten; eine Menge von 0,01 ccm gestattete nur Sporangienbildung.

Bisher ist nur Rücksicht auf die organischen Nährstoffe genommen worden, dagegen nicht auf die unentbehrlichen mineralischen Substanzen. Bei den gewöhnlich zu Kulturzwecken benutzten Nähr-

stoffen sind diese Substanzen, die überhaupt nur in geringer Menge gebraucht werden, genügend vorhanden. Erst bei Anwendung einigermaassen chemisch reiner Nährstoffe kann sich ein Mangel an den anorganischen Elementen bemerkbar machen. Ein absoluter Mangel nur eines dieser Elemente muss überhaupt jedes Leben hemmen, kommt aber hier nicht in Betracht. Dagegen interessirt hier die Thatsache, dass bei einem relativen Mangel eines der Elemente wohl noch Wachsthum, aber keine Fortpflanzung erfolgen kann. So zeigt sich in einer guten Nährflüssigkeit, die mit allen Vorsichtsmaassregeln möglichst kaliumfrei gehalten wurde, nach Benecke (96, p. 109) ein schwaches Mycelwachsthum von *Aspergillus niger*, aber keine Conidienbildung. Bei seinen Versuchen über die Frage, ob das Kalium durch Rubidium ersetzbar sei, beobachtete Benecke (95, p. 512), dass in einer möglichst kaliumfreien, aber rubidiumhaltigen Nährlösung die Sporen von *Aspergillus niger* wohl vegetativ auszukeimen, aber nicht Conidien zu bilden vermochten. Selbst wenn man nicht umständlich dafür sorgt, die mineralischen Verbindungen auszuschliessen, macht sich der Mangel an solchen für die Fortpflanzung bemerklich. Das Pepton, selbst das best gereinigte des Handels, enthält wohl Aschenbestandtheile, aber doch nicht für alle Pilze in genügender Menge. So beobachtete Schostakowitsch (95, p. 29—30) bei Kulturen von *Fumago* in Peptonlösungen nur ein spärliches, tief braunes, steriles Mycelium. Wurden dem Pepton die nöthigen Salze zugesetzt, so entstanden zahlreiche Träger mit reifen Conidien. Wenn von den Elementen Kalium, Magnesium, Phosphor nur eines fortgelassen wurde, so bildeten sich wohl Conidienträger, aber keine reifen Conidien. Die Conidienbildung von *Fumago* verlangt demnach von den genannten Elementen eine grössere Menge als das Wachsthum.

Die besondere Bedeutung gewisser Elemente für die Fortpflanzung geht auch aus den Versuchen mit *Saprolegnia* hervor. In Lösungen von Asparagin, Alanin genügt die Menge der mit dem Impfmaterial und als Verunreinigung hinein gebrachten Aschenbestandtheile, um ein lebhaftes Wachsthum des Myceliums hervorzurufen; aber sie reicht nicht für die Oosporenbildung aus. Sowie Kalium, Phosphor, Magnesium, Schwefel in geeigneten Verbindungen der Lösung zugefügt werden, erfolgt sehr lebhafte Oosporenbildung. Ebenso förderlich dafür sind die Salze in Lösungen von Glutamin und Leucin. Besonders wichtig für den Process sind Kalium und Phosphorsäure. In einer Lösung von Leucin (0,1 %) mit Kali-

phosphat (0,1 %) erzeugt das Mycelium sehr grosse Mengen von Oosporen. Zugleich bewirkt das Kaliphosphat, wie schon vorhin bemerkt wurde, die lebhafte Bildung von Antheridien, die in reinen Leucinlösungen an den Oogonien völlig fehlen. Auf die Bedeutung von Kalium und Phosphorsäure für die Fortpflanzung weisen auch die Aschenanalysen der Morcheln und Hutschwämme hin. Denn die Hauptbestandtheile der Asche solcher Pilzfrüchte sind gerade Kalium und Phosphorsäure (vergl. Zopf 90, p. 117—118).

Für die Ernährung der Pilze kommt es nicht allein auf die absolute Menge an, sondern auch auf die Concentration d. h. die Menge der in der Volumeinheit vorhandenen Substanztheilchen. Es gibt für jeden Pilz eine optimale Concentration der Nährstoffe bei der diese am besten ausgenutzt werden (Pfeffer 97, p. 414); dieses Optimum wird auch für die Fortpflanzung am günstigsten sein, weil der Reizzustand des Myceliums, sein Gehalt an plastischem Nährmaterial am höchsten steht. Wie verhält sich aber die Fortpflanzung bei sinkender oder steigender Concentration? Jedenfalls liegt das Minimum für viele Pilze sehr niedrig, da diese aus den verdünntesten Lösungen die Nährstoffe an sich ziehen und damit wachsen können. Auch Paulosporen, Kinosporen können dabei gebildet werden, und in solchen Fällen liess sich bisher kein merkbarer Unterschied von Wachsthum und Fortpflanzung nachweisen. Anders verhalten sich Pilze, deren Fortpflanzungsorgane einen lebhaften Stoffwechsel verlangen. Dann gilt die Regel, dass das Concentrations-Minimum für die Fortpflanzung höher liegt als für das Wachsthum. Den deutlichsten Beweis dafür liefert *Sporodinia grandis*. Auf 10 ccm einer Gelatine mit Traubenzucker, dessen absolute Menge von 0,25 g sich in einer Concentration von 2,5 % befindet, entstehen Zygoten, während die gleiche Menge von 0,25 g als 0,5proc. Lösung in 50 ccm Gelatine nicht mehr dafür ausreicht. Je höher der Nährwerth der organischen Substanz für den Pilz ist, um so niedriger liegt das Concentrations-Minimum für die Zygotenbildung. So liegt das Minimum für Traubenzucker und Dulcit zwischen 0,5—1 %, für Laevulose und Mannit zwischen 1—2 %, für Rohrzucker und Maltose zwischen 3—4 %, für Galactose und Glycerin zwischen 4—5 %. Diese Zahlen gelten für den Fall, dass die genannten Stoffe allein als organische Nahrung verwendet werden.

Man könnte vielleicht die früher erwähnten Beobachtungen bei *Saprolegnia* als Einwand gegen die Geltung der Regel anführen,

weil doch bei diesem Pilz die Verminderung der Concentration eines wesentlichen Nährstoffes sowohl die Zoosporen-, wie auch die Oosporenbildung herbeiführt. Aber dieser Einwand wäre sehr unberechtigt, weil zwei verschiedene Dinge vorliegen. Früher handelte es sich um den auslösenden Reiz des Nahrungsmangels; hier aber kommt die Concentration der Nahrung als Bedingung für den normalen Reizzustand des Myceliums in Betracht. Um im Stande zu sein Oosporen zu bilden, muss auch das Mycelium von *Saprolegnia* in stärker concentrirten Lösungen wachsen, als es für die Zoosporenbildung oder das Wachsthum nöthig ist. Bei vergleichenden Versuchen mit Leucinlösungen von 0,005, 0,01, 0,05, 0,1 % nimmt mit steigender Concentration die Menge der erzeugten Oosporen beträchtlich zu, weil eben das Mycelium immer kräftiger ernährt wird, und zugleich die Zoosporenbildung abnimmt.

Der erste Fall, bei dem ein Einfluss der Concentration auf die Fortpflanzung merkbar wurde, betraf *Eurotium repens*, dessen Conidien sich auf verdünnten Zuckerlösungen (z. B. 1—2 % Traubenzucker) nicht normal ausbilden, sondern erst bei concentrirten (z. B. 15 %). Bei *Eurotium* hat die Concentration aber eine andere Bedeutung als bei *Sporodinia*; sie wirkt durch die Steigerung des osmotischen Druckes und lässt sich daher auch ersetzen, wenn man den verdünnten Zuckerlösungen gleichzeitig osmotisch wirksame Salze, z. B. Chlornatrium zufügt. Für *Sporodinia* hat ein solcher Zusatz keine Wirkung.

Die osmotischen Eigenschaften der Nährstoffe spielen dagegen eine wesentliche Rolle für das Concentrations-Maximum, das für jede Lebenserscheinung und damit auch für die Fortpflanzung existirt. Der Werth dieses Maximums hängt von der specifischen Natur des Organismus und von den Eigenschaften des benutzten Nährstoffes ab. Bei Anwendung eines bestimmten Stoffes ist aber das Maximum für einen Pilz nicht constant, weil der Pilz im Stande ist, sich allmählich an höhere Concentration zu gewöhnen (vergl. Eschenhagen 89). Diese Anpassung findet schliesslich ihre Grenze; es ist die Aufgabe specieller Untersuchungen, die genaueren Bestimmungen zu machen. Für unsere Zwecke kann man sich mit den Werthen begnügen, die bis jetzt festgestellt worden sind. Als Beispiel für das verschiedene Verhalten der einzelnen Pilze gebe ich die maximale Concentration des Traubenzuckers an, bei der kein Wachsthum mehr erfolgt.

Die Grenze liegt:

für *Basidiobolus*	bei	25%	— Raciborski 96, p. 110.
„ *Botrytis cinerea*	„	51%	— Eschenhagen 89, p. 55.
„ *Mucor racemosus*	„	65%	— Klebs 96, p. 503.
„ *Eurotium repens*	„	100%	— Klebs 96, p. 461.

Nach Werner (98, p. 24) wächst das Mycelium von *Nectria cinnabarina* sogar noch relativ gut bei 100% Traubenzucker. Soweit sich bisher übersehen lässt, liegt das Concentrations-Maximum der gleichen organischen Substanz stets tiefer für die Fortpflanzung als für das Wachsthum. Für alle von mir näher untersuchten Pilze gilt diese Regel, ebenso sprechen dafür die Angaben anderer Forscher. Die Unterschiede können bisweilen sehr beträchtlich sein. *Saprolegnia* wächst noch kümmerlich in 20% Rohrzucker, bleibt aber bereits von 5% an völlig steril. Die maximale Concentration des Rohrzuckers beträgt für die Conidienbildung von *Cladosporium* (Schostakowitsch 95, p. 14) 25%, für das Wachsthum über 100%. Für die Fortpflanzungsformen des gleichen Pilzes können die maximalen Concentrationen nahe die gleichen sein; bei *Eurotium* aber liegt das Maximum für die Carposporenform tiefer als für die Kinosporenform, und wahrscheinlich ist dies Verhältniss allgemein verbreitet.

Die obere Grenze der Concentration wird in erster Linie durch die osmotische Wirkung des Nährstoffes bedingt; aber auch seine chemischen Eigenschaften treten dabei ins Spiel, wenn man das Verhalten der Organismen gegenüber anorganischen Salzen prüft. Im Wesentlichen wirken hoch concentrirte Salzlösungen in ähnlicher Weise wie die organischen Nährstoffe. Auch sie hemmen zuerst die Fortpflanzung und erst bei höherer Concentration das Wachsthum. Bereits eine Lösung von 0,5% Salpeter hemmt die Zoosporen- und Oosporenbildung von *Saprolegnia*, während Wachsthum noch in einer guten Nährlösung mit 3% Salpeter möglich ist. Bei *Eurotium* liegt die Grenze für das Wachsthum bei 35% Natronsalpeter, für die Conidienbildung bei 25%, für die Perithecienbildung bei 20%. Auch solchen Salzen gegenüber erweist sich die höhere Fruchtform deutlich empfindlicher als die niedere. Vergleicht man die Wirkung concentrirter Lösungen organischer Körper, z. B. des Rohrzuckers, und anorganischer, z. B. des Salpeters, so erkennt man gerade, dass neben der physikalischen Eigenschaft des osmotischen Druckes die chemischen Eigenschaften für das Concentrations-Maximum in Betracht kommen.

Der Regel nach hemmen hoch concentrirte Lösungen von Zucker und anderen organischen Stoffen die Lebensthätigkeit des Pilzes weniger als isotonische Salpeterlösungen, d. h. solche von gleicher wasseranziehender Kraft (vergl. Eschenhagen 89, Schostakowitsch 95, p. 19).

Die Zoosporenbildung von *Saprolegnia* wird eben gehemmt durch eine Rohrzuckerlösung von 5 %, die isotonisch mit 1 % Salpeter ist. Thatsächlich hemmt bereits eine Salpeterlösung von 0,5 % denselben Process. Eine Ausnahme von der Regel bildet nach Schostakowitsch (95, p. 18) *Dematium pullulans*; aber sie betrifft weniger eine typische Fortpflanzung als eine besondere Wuchsform des Pilzes. In 50 % Traubenzucker entwickelt sich der Pilz in langen reich verzweigten Mycelfäden ohne Hefeconidien, in der isotonischen Lösung von 18 % Salpeter tritt lebhafte Hefebildung ein. Diese Hefesprossung wird also durch Zuckerlösung eher gehemmt als durch Salpeterlösung. Bei weiteren Untersuchungen werden sich wohl zwischen den verschiedenen organischen Substanzen ähnliche Unterschiede herausstellen, die auf die Bedeutung der chemischen Eigenschaften neben den physikalischen hinweisen.

c) Der Einfluss von Substanzen mit oder ohne Nährwerth, aber mit besonderen chemischen Eigenschaften.

Gewisse organische Substanzen wirken, abgesehen von ihrem grösseren, geringeren oder überhaupt fehlenden Nährwerth durch ihre sonstigen chemischen Eigenschaften auf das Leben der Organismen ein. Hierzu gehören die Stoffe, die eine saure oder alkalische Reaction des Nährbodens herbeiführen, ferner die zahlreichen als Gifte zusammengefassten Körper. Solche Substanzen können gemäss der chemischen Zusammensetzung des Nährmediums von vornherein den Pilz beeinflussen oder sie können erst in Folge seines Stoffwechsels in das Substrat hineinkommen und dann auf ihn einwirken.

Die Bedeutung der sauren oder alkalischen Reaction des Nährmediums ist besonders durch die hoch ausgebildete Methodik der Bakteriologie klar geworden. Im Allgemeinen hat es sich herausgestellt, dass die Bakterien am besten auf Substraten wachsen, die neutral oder schwach alkalisch reagiren, während die Pilze sehr gut auf sauren Nährböden gedeihen.

[illegible] der Organismen [illegible]
[illegible] Unter den [illegible]
[illegible] 95, p. 72 [illegible]
[illegible] vermögen während
[illegible] [illegible]ngung freier S[illegible]
[illegible] Hat das [illegible]
[illegible] günstigste Reaction
[illegible] gute. Es giebt
[illegible] speciell für die
[illegible] von [illegible]
[illegible] den Zusatz der
[illegible] Da weder
[illegible] die neutralen
[illegible] Ansichten
[illegible] auf andere
[illegible] Reaction
[illegible] ausnahme
[illegible] der Kome-
[illegible] sie die
[illegible] Mi-
[illegible]

[illegible] über die
[illegible] Organismus
[illegible]

[illegible] (l. p. 293—295). Im

Allgemeinen findet eine Säurebildung leichter bei Ernährung mit Kohlehydraten, Alkalibildung bei Ernährung mit organischen Stickstoffverbindungen statt. Aber eine ganze Reihe anderer Umstände wirken, wie die Versuche Wehmers zeigen, auf den Grad der Säurebildung ein; der Organismus kann die Fähigkeit haben, einer zu starken Ansammlung von Säure zu begegnen, indem von einem gewissen Grad ab eine weitere Ausscheidung gehemmt wird. Ob nun durch die Veränderung der Reaction des Substrates ein fördernder Einfluss auf die Fortpflanzung ausgeübt wird, ist nicht bekannt, wenn auch sehr wohl möglich. Bisher sind die ungünstigen Wirkungen für den Fall einer stärkeren Ansammlung der Säure oder des Alkalis viel auffallender. Sie werden noch dadurch verstärkt, dass bei vielen Pilzen und Bakterien neben der Veränderung der Reaction andere Stoffwechselproducte ausgeschieden werden, die bei Bakterien zum Theil bekannt (Flügge 96, p. 168), bei Pilzen mehr zu vermuthen, als bisher nachgewiesen sind. Die Wirkung solcher Stoffwechselproducte auf die Fortpflanzung ist bisweilen sehr auffallend. *Saprolegnia* wächst ausgezeichnet in Fleischextract, Pepton, Gelatine, vermag sich aber bei Ernährung mit diesen Substanzen nicht fortzupflanzen. Man muss bereits zu relativ sehr verdünnten Lösungen greifen, z. B. 0,05 % Pepton oder Gelatine um überhaupt vereinzelte Organe zu beobachten; schon in 0,1 % kommt es niemals zu einer Fortpflanzung, das Mycelium wird nach einigen Wochen kränklich und stirbt ab. Ein wesentlicher Grund hierfür liegt in dem Auftreten der alkalischen Reaction, wahrscheinlich in Folge der Bildung von kohlensaurem Ammon. Denn wenn das Kulturmedium rechtzeitig neutralisirt wird, so beginnt von Neuem lebhaftes Wachsthum, bis durch erneute Ausscheidung wieder starke alkalische Reaction eintritt. Diese Ausscheidung verhindert durch ihre Wirkung auf die gesammte Lebensthätigkeit des Pilzes eine starke Ausnutzung des vorhandenen Nährstoffes, so dass sich die Bedingung für die Bildung der Fortpflanzungsorgane nicht verwirklicht. Zugleich wird das Mycelium in bestimmter Weise geschwächt; es ist wohl noch im Stande, nach Ueberführung in Wasser oder verdünnten Nährlösungen zu wachsen, aber nicht mehr sich fortzupflanzen. Es sind noch nicht abgeschlossene Versuche im Gange, von *Saprolegnia* durch fortgesetzte Kultur in 10 % Gelatine eine Race zu erhalten, die sich überhaupt nicht mehr anders als vegetativ zu verwehren vermag. Solche Versuche sind zuerst für gewisse Bakterien mit Erfolg durchgeführt

worden. So hat Behring (89a, p. 173) eine asporogene Race des Milzbrandbacillus erhalten, indem er diesen auf Gelatine kultivirte, der gewisse schädigende Substanzen (Salz- oder Rosolsäure) zugefügt waren. Roux (90, p. 26) benutzte als Schwächungsmittel Carbolsäure (8—20 zu 10000 Flüssigkeit) und erhielt asporogene Racen, die durch kein Mittel wieder zur Sporenbildung gebracht werden konnten. Von *Saccharomyces*-Arten hat Hansen (99, p. 2) asporogene Racen erhalten; eine von diesen hat sich von 1889 bis 1899 unverändert als solche erhalten. Ob nun wirklich hier Racen vorliegen, die die Fähigkeit der Sporenbildung völlig verloren haben, oder ob es nicht Mittel giebt, sie wieder zu erwecken, bleibt eine unentschiedene Frage. Für die asporogene Race von *Saccharomyces Ludwigii* gelang Hansen die Regeneration durch fortgesetzte Züchtung in zuckerreichen Würzen. Die für unsere späteren Betrachtungen interessanteste Seite dieser asporogenen Racen liegt in der Thatsache, dass bei solchen Organismen Fortpflanzung und Wachsthum in hohem Grade von einander unabhängige Lebensfunctionen vorstellen.

Stoffwechselproducte der Organismen selbst oder ähnlich wirkende künstliche Zusätze — ganz allgemein ungünstige Veränderungen des Nährsubstrates — beeinflussen zuerst die Fortpflanzung und dann bei Steigerung des Einflusses das Wachsthum. Unter Umständen können allerdings solche Stoffwechselproducte für die Bildung gewisser Fortpflanzungszellen vortheilhaft sein bei solchen Pilzen, die mehrere Fortpflanzungsarten aufweisen. Eine kleine Ansammlung der Stoffwechselproducte kann die Entstehung der einen Sporenform und zwar der höher differenzirten verhindern und dadurch zum Anlass werden, dass die niedere Sporenform erscheint, sobald der für diese geeignete Nahrungsmangel zur Wirkung kommt. So entstehen viele Gemmen in einer Kultur von *Saprolegnia*, in der ungünstig wirkende Substanzen, seien es nun Stoffwechselproducte, oder besonders zugesetzte Stoffe, die Zoosporen- oder Oosporenbildung hemmen. Ebenso erklären sich auf diese Weise Beobachtungen über das Auftreten von Polycysten statt der Früchte bei manchen Myxomyceten. Unter Polycystenbildung verstehe ich hier den Zerfall eines Plasmodiums in einzelne Stücke (Sclerotium de Bary 81, p. 461). Bei *Didymium effusum* kann man an einem gut ernährten Plasmodium, wie wir schon wissen, die Fruchtbildung durch Nahrungsmangel herbeiführen. Lässt man aber ein grosses Plasmodium auf einem begrenzten Nähragar ungestört weiter leben,

so erfolgt beim schliesslich eintretenden Nahrungsmangel keine Bildung von Früchten, sondern eine solche von Polycysten. Die im stark zersetzten Nährboden vorhandenen Stoffwechselproducte sind indirect Schuld daran.

Die hemmende Wirkung der Stoffwechselproducte etc. kann anfangs sehr gering sein, aber bei längerer Dauer doch merkbar werden. Für manche Bakterien, besonders den Milzbrandbacillus, ist es bekannt, dass bei fortgesetzter Züchtung auf künstlichem Nährboden die Sporenbildung abnimmt. Migula (98, p. 99) sieht die Ursache davon weniger in der Wirkung der Kulturbedingungen, als vielmehr in der Steigerung einer anfangs bei vegetativen Zellen vorhandenen Neigung, überhaupt später Sporen zu bilden. Bei fortgesetzter Impfung werden solche Zellen, weil sie rascher wachsen als die vorhandenen Sporen, die eigentliche Vermehrung übernehmen, und ihre Abneigung gegen Sporenbildung kann sich dann mehr und mehr steigern. Als Migula eine Kultur, die schlecht Sporen bildete, einer Temperatur von 92° aussetzte, wurden die vegetativen Zellen getödtet; die Sporen blieben übrig, aus denen sich in wenigen Generationen eine Kultur gewinnen liess mit lebhaftester Neigung zur Sporenbildung. Indessen scheint mir doch eine andere Erklärung für die Abnahme der Sporenbildung näher zu liegen, namentlich im Hinblick auf die vorhin erwähnten Thatsachen. Bei fortgesetzter Kultur auf den gleichen Nährböden, die oft viel concentrirter genommen werden, als dem natürlichen Substrate des Milzbrandbacillus entspricht, kann sehr leicht eine Schwächung der Fortpflanzungskraft durch die allmählich sich steigernde Wirkung der Stoffwechselproducte herbeigeführt werden. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die künstlichen Substrate in ihrer Zusammensetzung doch anscheinend nicht so günstig sind, wie das Blut der lebenden Thiere. Interessant ist bei dem Versuche Migula's, dass die Fähigkeit zur Fortpflanzung rasch wiederhergestellt wurde, als von den Sporen aus neue Kulturen angelegt wurden. Die Umwandlung des gesammten Zellinhaltes bei der Sporenbildung muss hier wie in anderen Fällen durch Beseitigung der Folgen schädlicher Einflüsse auf den Organismus günstig wirken.

Als letzte Gruppe von Substanzen, die in besonderer Weise das Leben der Organismen beeinflussen, will ich die Gifte betrachten, die in den sehr verdünnten Lösungen, in denen sie unschädlich sind, jedenfalls als Nährstoffe keine Bedeutung haben. Irgend eine scharfe Grenze zwischen typischen Giften, Stoffwechselproducten

und sogar Nährstoffen, lässt sich nicht ziehen. Dies ist um so weniger möglich, als sich die merkwürdige Thatsache herausgestellt hat, dass solche Gifte als Reizmittel einen fördernden Einfluss auf das Wachsthum ausüben können. Nachdem Raulin (69, p. 254) den Zusatz geringer Mengen von Zink, Silicium geradezu als nothwendig für die normale Entwickelung einiger Pilze bezeichnet hatte, wies Pfeffer (95, p. 238) darauf hin, dass es sich bei diesen Metallen um chemische Reizwirkungen besonderer Art handelt. In einer speciellen Arbeit hat Richards (97, p. 665) für *Aspergillus niger* die förderliche Wirkung nachgewiesen, die durch geringe Mengen Zink-, Nickel-, Kobalt-Verbindungen auf die Zunahme des Trockengewichtes ausgeübt wird. Aus den Untersuchungen geht nicht hervor, ob die Reizmittel auch in besonderer Weise den Fortpflanzungsprocess fördern. Eher scheinen sie diesen zu beeinträchtigen. Nach Richards reifen mit einem für das Erntegewicht günstigen Reizmittel wie z. B. 0,002 % Zinksulfatlösung die Conidien von *Aspergillus* und *Penicillium* zwei Tage später als in einer zinkfreien Kultur; bei 0,016 % Zinksulfat unterbleibt überhaupt die Conidienbildung, während das Wachsthum noch möglich ist. Ganz allgemein ist den Giften, sowohl den metallischen wie organischen, z. B. Alkaloiden gegenüber, die Fortpflanzung empfindlicher als das Wachsthum. So beobachtete Behring (89, p. 127) beim Milzbrandbacillus, dass die Sporenbildung durch salpetersaures Silber bei 1 : 40000, durch salzsaures Chinin bei 1 : 2500 verhindert wird, während das Wachsthum erst gehemmt wird durch Silbernitrat bei 1 : 25000, durch salzsaures Chinin bei 1 : 1250. Auch bei *Citromyces* wird nach Wehmer (93, p. 67) durch alle möglichen nachtheilig wirkenden Stoffe wie Kupfersulfat, Chlorcalcium, anorganische und organische Säuren zuerst die Conidienbildung unterdrückt. Den verschiedenartigsten chemischen und physikalischen Einwirkungen gegenüber tritt, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, ein physiologischer Unterschied zwischen Wachsthum und Fortpflanzung deutlich hervor.

Ueberblickt man zum Schluss des ganzen Abschnitts das allgemeine Ergebniss, so kann man die Bedeutung der Ernährungsverhältnisse für die Fortpflanzung in folgender Weise zusammenfassen:

I. Die Ernährung als allgemeine Lebensbedingung.

1. Die Fortpflanzung tritt mit um so grösserer Intensität ein, je besser die Ernährung des vegetativen Theiles vorher war, d. h. je mehr sich die Nahrung nach ihrer Qualität wie Quantität der für die Species optimalen chemischen Zusammensetzung nähert.

2. Jede ungünstige Veränderung in der Quantität oder Qualität der Nährstoffe, jeder Zusatz irgendwie nachtheilig wirkender Substanzen beeinträchtigt zuerst die Fortpflanzung, dann bei Steigerung des Wirkungsgrades das Wachsthum.

3. Die Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes machen verschiedene Ansprüche an die Qualität, absolute Menge und Concentration der Nährstoffe; die morphologisch höher stehende Fruchtform verlangt mehr und bessere Nahrung als die niedere und ist zugleich empfindlicher als diese gegenüber schädlichen Einwirkungen.

II. Die Ernährung als auslösender Reiz der Fortpflanzung.

1. Bei allen Arten, die in Flüssigkeiten oder in von Flüssigkeit durchtränkten festen Substraten fructificiren, ist eine Aenderung der Ernährung, vor Allem eine Herabsetzung der Nahrungsaufnahme von aussen, die wesentliche und nächste Veranlassung für den Eintritt der Fortpflanzung.

2. Bei den nur in der Luft fructificirenden Arten ist ebenfalls die Verminderung der Nahrung im Substrat der wesentliche Reiz; aber es verbindet sich mit ihm die Einwirkung des Luftlebens.

2. Der Einfluss von Wasser und Luft.

Während die überwiegende Anzahl der Algen und Protozoen an das Leben im Wasser gebunden ist, hat sich ein grosser Theil der Pilze davon unabhängig gemacht und gehört zu den Landpflanzen. In der grossen Reihe der Pilze treten uns allerdings die grössten Gegensätze in Bezug auf das Verhältniss zum Wasser entgegen. Auf der einen Seite befindet sich das reiche Heer der Wasserpilze; auf der entgegengesetzten Seite stehen die auf den trockensten Felsen wachsenden Flechtenpilze. Die Verschiedenheit in dem Verhältniss des Pilzlebens zur umgebenden Feuchtigkeit wird aber erst in das richtige Licht gesetzt, wenn das Verhalten der Fort-

pflanzungsorgane dem Wasser gegenüber näher untersucht wird, eine Aufgabe, die bisher sehr vernachlässigt worden ist.

Das Wasser ist eine allgemeine Lebensbedingung jedes Organismus. Die Pilze zeichnen sich, so verschieden ihre Ansprüche im Einzelnen sind, doch durch ihr lebhaftes Bedürfniss nach Wasser aus, wie die Verbreitung und Vermehrung der Pilze an feuchten Standorten ohne Weiteres zeigt. Vor Allem das vegetative Mycelium ist es, das im Durchschnitt um so intensiver wächst, je mehr Wasser ihm zur Verfügung steht und das sich selbst bei den höheren Pilzen direct in Flüssigkeiten zu entwickeln vermag. In anderen Fällen bemerkt man aber, dass das Mycelium innerhalb einer Flüssigkeit schlecht wächst. Der Grund dafür kann in dem besonders lebhaften Sauerstoffbedürfniss liegen wie bei *Mortierella* (Bachmann 99, p. 39) u. a. Oder gemäss der besonderen Structur des Myceliums ist die unbeschränkte und fortgehende Wasseraufnahme in einer verdünnten Nährlösung für den ganzen Stoffwechsel ungünstig; der für das ganze Leben optimal günstige Wassergehalt der Substrate besteht in einer relativen Trockenheit wie z. B. bei *Eurotium repens*, ferner vielen Flechtenpilzen, die, wie meine Beobachtungen an *Xanthoria parietina* darlegen, bei hohem und ständigem Wassergehalte der Rinde früh zu Grunde gehen. Der optimale Wassergehalt für die Ernährung, das Wachsthum eines Pilzes, setzt sein Mycelium am besten in den Stand, zur Fortpflanzung überzugehen, wenn die dafür nothwendigen Reize einwirken.

Neben dieser allgemeinen Bedeutung übt der Wassergehalt in der Umgebung des Pilzes einen directen Einfluss auf seine Fortpflanzung aus. Manche Arten bilden ihre Fortpflanzungsorgane nur im Wasser, andere nur in der Luft aus, während das Mycelium in beiden Fällen, sowohl im Wasser wie in der Luft zu leben vermag. Zunächst wird es gut sein, eine Uebersicht des verschiedenen Verhaltens der Pilze zu geben; ich unterscheide folgende Fälle:

1. Die Fortpflanzungsorgane eines Pilzes können nur innerhalb einer Flüssigkeit oder eines von ihr durchtränkten festen Substrates gebildet werden.

Hierzu gehören die eigentlichen Wasserpilze wie Saprolegnieen, eine grosse Anzahl der von Alfr. Fischer (92) als Archimyceten zusammengefassten Organismen. Ferner gehören hierhin sämmtliche Bakterien, die meisten Saccharomyceten. Denn wenn auch diese

Organismen in der Erde, auf Früchten u. dgl. leben, so ist doch ihre Lebensthätigkeit, so weit wir es bisher wissen, an eine Umgebung von flüssigem Wasser gebunden; das gilt bereits für das Wachsthum, in noch höherem Grade für die Fortpflanzung. Die Saprolegnieen dagegen können sehr wohl in der Luft wachsen.

2. Die sämmtlichen Sporenarten eines Pilzes können nur in der Luft ausgebildet werden. Zu dieser Gruppe gehören eine Anzahl Pilze, die keine Paulosporen, wohl aber gut differenzirte Kino- und Carposporen ausbilden, so *Sporodinia grandis*, *Eurotium repens*, *Ascobolus denudatus* (Brefeld 91, p. 339), *Exobasidium Vaccinii* (Brefeld 89, p. 17) u. A.

3. Von den Sporenarten eines Pilzes werden die einen nur innerhalb von Flüssigkeit, die anderen in der Luft ausgebildet.

Als Beispiel kann *Basidiobolus ranarum* dienen, dessen Kinosporen in der Luft, dessen Carposporen nur im wasserdurchtränkten Substrat oder in einer Nährlösung entstehen (Eidam 87, p. 212). Ferner gehören eine Anzahl Ascomyceten, Basidiomyceten, Ustilagineen hierher, deren Carposporen nach den Brefeld'schen Arbeiten bei der Keimung nur innerhalb von Flüssigkeiten Hefeconidien erzeugen. Die Carposporen selbst werden aber in der Regel nur in der Luft ausgebildet.

4. Die gleiche Sporenart kann sowohl innerhalb einer Flüssigkeit wie in der Luft ausgebildet werden.

Die hierher gehörigen Fälle kann man in drei Untergruppen theilen:

a) Die Sporen sind in Flüssigkeit wie in Luft anscheinend gleich beschaffen.

Das gilt für die Paulosporen von *Mucor racemosus*, die Kino- und Carposporen von *Ascoidea rubescens*, wahrscheinlich für manche Conidien-bildende Hyphomyceten, z. B. *Fusarium* etc., ferner für die Oidienbildung von *Oidum lactis*, von Agaricineen (Brefeld 89, p. 32) etc.

b) Die Sporen sind in der Luft etwas anders ausgebildet als innerhalb der Flüssigkeit.

So sind die Paulosporen von *Hypomyces chrysospermus* in der Flüssigkeit glatt, in der Luft mit Stacheln versehen (Brefeld 91, p. 184). Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich bei den Paulosporen von *Mortierella*. Die Flüssigkeitsform hat eine glatte Membran, die Luftform besitzt an der zugleich dickeren Haut warzige Hervorragungen (Bachmann 99, p. 16).

c) Die Sporen selbst sind in der Luft wie in der Flüssigkeit wesentlich gleich; aber die sie erzeugenden Organe erhalten eine verschiedene Ausbildung.

Bisher sind nur einige wenige Fälle bekannt, in denen das interessante Verhalten festgestellt worden ist. Lehrreich ist *Nectria cinnabarina*, deren Mycelium direct an den Hyphen Conidien innerhalb der Nährflüssigkeit abschnüren kann. Die gleichen Conidien entstehen an einfachen oder verzweigten Trägern bei Einwirkung der Luft, während die typische *Tubercularia*-Form auf relativ trockenem Substrat bei vorhergehender sehr reichlicher Ernährung in der Luft gebildet wird (Werner 98, p. 7). Auch für *Volutella ciliata* wies Werner (98, p. 41) nach, dass die gleichen Conidien in Flüssigkeit an ganz einfachen Trägern, in der Luft an büscheligen Trägern entstehen, welche die für die Species charakteristischen sterilen Haare zeigen. Das auffallendste Beispiel bieten die Früchte gewisser Myxomyceten dar. Schon Ward (86, p. 66) beobachtete bei *Didymium difforme* Früchte unter Wasser, die sich von den Luftfrüchten durch den Mangel der Kalkbekleidung auszeichneten. Ich habe bei mehreren Myxomyceten die Fruchtbildung im Wasser wie in der Luft bemerkt und besonders deutliche Unterschiede bei *Didymium effusum* festgestellt. Die Wasserfrüchte sind ungestielt, ermangeln völlig der charakteristischen Kalkbedeckung und haben nur Spuren des Capillitiums; die Luftfrüchte sind gestielt, mit Kalkkruste bedeckt und führen ein reich ausgebildetes Capillitium. Diesen Erscheinungen schliessen sich solche ähnlicher Art bei höheren Pflanzen an und weisen darauf hin, wie das Leben in der Luft zu einer höheren Differenzirung führt als das Leben im Wasser. Nicht minder sprechen dafür die Erfahrungen an den Pilzen der anderen Gruppen. Denn innerhalb der Flüssigkeit entstehen immer nur die einfachen Sporenformen, meist unmittelbar an den Mycelhyphen, während erst in der Luft die höher ausgebildeten Sporen an oder in besonders gestalteten Früchten zur Ausbildung gelangen.

Diese Abhängigkeit so vieler Fortpflanzungsorgane von der Luft, während andere eine flüssige Umgebung fordern oder wenigsten[illegible] ertragen können, führt zu der Frage, worauf die so verschieden[illegible] artige Wirkung von Luft und Wasser beruht. Die Pilze d[illegible] ersten Gruppe sind typische Wassergewächse. Für den einen The[illegible] z. B. die *Saccharomyces*-Arten und Bakterien gehört überhau[illegible] die Umgebung mit Wasser resp. wässeriger Nährlösung zu d[illegible]

allgemeinen Lebensbedingungen und muss deshalb auch bei der Fortpflanzung mitwirken, die nur durch den Nahrungsmangel ausgelöst wird. Bei Eintritt des Wassermangels können die vegetativen Zellen ohne sehr wesentliche innere Veränderungen in einen ruhenden Zustand übergehen oder sie sterben ab. Möglicherweise könnte ein allmählich wirkender Wassermangel die Sporenbildung befördern, wie es thatsächlich der Fall ist bei den einfachen Cystenbildungen von Myxomyceten, Flagellaten, Infusorien, die bei langsamem Eintrocknen entstehen. Da aber die erste Wirkung eines solchen Wassermangels in der Verhinderung der Nahrungsaufnahme besteht, und Nahrungsmangel stets auch innerhalb einer Flüssigkeit zu der Cystenbildung führt, so bleibt die Bedeutung dieses Factors für den Process in ihrem Recht. Dabei kann der Wassermangel als solcher mithelfen und dazu dienen, schnell die Cystenbildung herbeizuführen. Bei Myxomyceten wie *Didymium difforme*, das sehr leicht bei Nahrungsmangel seine Früchte ausbildet, kann man am leichtesten durch allmähliches Eintrocknen die Polycysten erhalten.

Die fadenartigen Wasserpilze, wie die Saprolegnieen, vermögen nicht bloss in Flüssigkeiten, sondern auch in der Luft zu wachsen. Aber nur die von Flüssigkeit rings umgebenen Hyphen können Fortpflanzungsorgane bilden, und desshalb ist das Wasser eine specielle Bedingung gerade der Fortpflanzung im Gegensatz zum Wachsthum. Die beiden Arten der Fortpflanzung, die Zoosporen- und Oosporenbildung, unterscheiden sich in ihrem Verhalten zur wasserhaltenden Kraft der Umgebung. Aus einer Agar-Agar-Gallerte von 2% können die Sporangienanlagen nicht mehr das für die Zoosporenbildung nöthige Wasser nehmen und werden zu Gemmen, während sich die Oogonien, die augenscheinlich weniger Wasser beanspruchen, ruhig bis zur Oosporenbildung entwickeln können.

Der Uebergang der Hyphen von *Saprolegnia* aus der Luft in Flüssigkeit spielt keine Rolle als auslösender Reiz, wie es z. B. für die Zoosporenbildung von *Vaucheria* und anderen Algen gilt. Nur die chemische Beschaffenheit der Flüssigkeit entscheidet, ob überhaupt und welche Art der Fortpflanzung eintritt. Dagegen scheint bei Peronosporeen der Uebergang der in der Luft gebildeten Conidien in Wasser die Zoosporenbildung zu veranlassen (de Bary 81, p. 587), wenn nicht auch hier die Nahrungsarmuth des gewöhnlich benutzten Wassers dabei wichtig ist. Die Conidien

von *Pythium intermedium* werden nach de Bary (81, p. 556) in reinem Wasser zu Zoosporangien. Liegen sie aber eine Zeit lang „in sauerstoffarmem, schmutzigem Kulturwasser", so treiben sie einfach Keimschläuche. Wahrscheinlich ist dafür weniger die Sauerstoffarmuth, als das Vorhandensein von Nährstoffen entscheidend gewesen.

Von den zu den Gruppen 2—4 gehörenden Pilzen werden gewisse Fortpflanzungsorgane nur innerhalb von Flüssigkeit ausgebildet, verhalten sich demnach ähnlich wie die verschiedenen Sporenarten von *Saprolegnia*. Das grössere Interesse knüpft sich aber an die Fortpflanzungsorgane, die in geringerem oder stärkerem Grade von der Einwirkung der Luft abhängen. Mit dem Uebergange aus Wasser in Luft sind für die Pilze gewisse Aenderungen verbunden, deren Bedeutung für die Fortpflanzung erkannt werden sollte. Leider handelt es sich hier um ein sehr schwieriges Problem, das bisher von der allgemeinen Physiologie mit sehr wenig Erfolg berücksichtigt worden ist, obwohl es auch für die höheren Pflanzen gilt.

Die Aenderungen in Bezug auf Temperatur und Licht können ausser Acht gelassen werden, da sie bei den Pilzkulturen leicht vermieden werden können, und nach den vorliegenden Erfahrungen nicht entscheidend wirken. Dagegen kommt die Zusammensetzung der Luft bei ihrer Wirkung auf die Fortpflanzung hauptsächlich in Frage. Auf den Stickstoff und die Kohlensäure ist kein Gewicht zu legen; der erstere ist, so weit wir es bisher wissen, für die Pilze gleichgültig, die letztere übt jedenfalls keinen entscheidenden Einfluss aus. Im Allgemeinen wird der Gehalt an Kohlensäure in der Nährflüssigkeit grösser sein als in der Luft, weil das Wasser viel mehr Kohlensäure auflöst als die Luft und beständig durch die Athmung des Myceliums daran reicher wird. Eine Bereicherung der Luft mit Kohlensäure, z. B. durch die Athmung der Lufthyphen in einem begrenzten Luftraum, wirkt nach meinen Erfahrungen nicht auf die Fortpflanzung ein, ebensowenig wie eine starke Verminderung des CO_2-Gehaltes. Wahrscheinlich wird sich erst in der Nähe des für den Pilz maximalen Kohlensäuregehaltes, der bisher nicht bestimmt worden ist, eine Einwirkung bemerkbar machen, die hier unberücksichtigt bleibt. Für unsere Frage kommt daher der Gehalt an Sauerstoff und der Ersatz des flüssigen Wassers durch dampfförmiges in Betracht. Ich habe bei *Eurotium* darauf hingewiesen, dass die Erleichterung der Sauerstoffaufname bei dem

Leben in der Luft für die Bildung der Fortpflanzungsorgane nicht maassgebend sein kann. In einer Nährflüssigkeit ist allerdings der Sauerstoffgehalt ein viel beschränkterer als in der Luft, weil das Wasser von dieser relativ wenig absorbirt (Absorptionscoefficient bei 0° und 760 mm nach Bunsen 0,02471). Ist auch die absorbirte Luft reicher an Sauerstoff (34%) als in der Luft (23%), so liegen in den gewöhnlich benutzten Nährlösungen die Verhältnisse doch noch ungünstiger als in reinem Wasser, da der Gehalt an Salzen die Absorptionsfähigkeit herabsetzt, ausserdem eine chemische Absorption des Sauerstoffs durch Kohlehydrate und andere Stoffe mitwirkt. Dazu kommt noch der beständige Sauerstoffverbrauch durch das Mycelium, so dass bei sehr verlangsamter Diffusion des Luftsauerstoffs in verschlossenen Gefässen die Flüssigkeit an Sauerstoffarmuth leiden kann. Damit ist nicht gesagt, dass alle Pilze selbst wesentlich beeinflusst werden. Thatsächlich wachsen manche Pilze, z. B. *Saprolegnia*, sehr gut in Nährflüssigkeiten mit beschränktem Sauerstoffzutritt, weil sie die Fähigkeit haben, bald in grösserem, bald in geringerem Grade durch die Spaltung organischer Stoffe Betriebskraft zu gewinnen. Aber in jedem Falle wird man sagen, das Leben in der Luft hat durch den unerschöpflichen Sauerstoffgehalt sehr grosse Vortheile auch für das Leben der Pilze, und um so grösser werden sie sein, je intensiver und verwickelter der ganze Stoffwechsel des Pilzes sich vollzieht. Jetzt kommt die Hauptfrage: hat die Erleichterung der Sauerstoffaufnahme eine wesentliche Bedeutung direct für die Fortpflanzung und erklärt sie den thatsächlichen Einfluss der Luft auf den Process? Nach meiner Anschauung ist es nicht der Fall. Eine Vermehrung des Sauerstoffgehaltes in einer Nährflüssigkeit kann den Einfluss der Luft nicht ersetzen, sie wirkt nicht einmal dahin Anfänge der Fortpflanzungsorgane zu erlauben. In einer breiten Kulturschaale mit einer offen der Luft ausgesetzten Flüssigkeit sind die in der obersten Flüssigkeitsschicht befindlichen Hyphen trotz ungehinderten Luftzutritts nicht im Stande bei *Aspergillus*, *Mucor* etc. Conidien zu bilden. Selbst bereits in der Luft angelegte Träger können, sowie sie umsinken, und allseitig von Flüssigkeit umgeben sind, nicht Conidien bilden, sondern wachsen vegetativ aus. Aus meinen Versuchen geht dann klar hervor, dass die Atmosphäre überhaupt nur sehr geringe Mengen von Sauerstoff zu enthalten braucht und dennoch Fruchtbildung gestattet. Ich schliesse aus Allem: die Luft wirkt auf die Fortpflanzung in erster Linie

durch den Mangel an flüssigem Wasser, das durch einen grösseren oder geringeren Gehalt von Wasserdampf ersetzt wird. Es wird darauf ankommen die Folgen zu erkennen, welche diese Aenderung in der Umgebung für das Leben, besonders die Fortpflanzung nach sich zieht. Weil man sich hiebei auf einem noch sehr dunkeln Gebiete bewegt, lässt sich die sehr wichtige Frage nicht sicher beantworten, in welchem Grade die Einwirkung der Luft als ein die Fortpflanzung auslösender Reiz oder nur als eine specielle Bedingung von dieser zu bezeichnen ist.

Vergleicht man das Leben einer Pilzhyphe innerhalb einer wässrigen Flüssigkeit und in einer nur Wasserdampf-haltigen Luft, so lassen sich Unterschiede in drei Beziehungen feststellen:

1. die Lufthyphe giebt Wasserdampf ab, sie transpirirt,
2. die Lufthyphe scheidet an einzelnen Stellen Flüssigkeitstropfen aus, sie secernirt,
3. die Lufthyphe giebt den Stoffaustausch mit der Nährflüssigkeit an ihrer ganzen Oberfläche auf und steht mit ihr nur durch ihre Grundfläche in Verbindung.

Die Transpiration. Die Luft, in der die Pilzhyphen sich zu Fortpflanzungsorganen ausbilden sollen, muss ein gewisses Minimum von Wasserdampf enthalten, dessen Werth je nach den specifischen Eigenschaften verschieden ist, aber für die Mehrzahl der Pilze zwischen 40—50 % relativer Feuchtigkeit schwankt. Nahe dem Minimum sind die Fortpflanzungsorgane sehr verkürzt; bei Zunahme des Feuchtigkeitgehaltes nimmt das Längenwachsthum der Träger zu, ebenso wie die Ausbildung der Sporen bis zu einem gewissen Optimum. Für *Sporodinia* liegt dieses Optimum zwischen 70—80 % Feuchtigkeit; eine weitere Steigerung wirkt der Sporenbildung entgegen und kommt nur dem vegetativen Wachsthum zu Gute. Für die wenigsten Pilze sind solche Bestimmungen gemacht worden; mancherlei Verschiedenheiten werden sich dabei zeigen. Die Zygotenbildung von *Sporodinia* findet ihr Optimum in einem nahezu dampfgesättigten Luftraum. Bei einer Feuchtigkeit von 80—90 %, in der zahlreiche Pilze ihre Conidien ausbilden, muss eine Transpiration stattfinden. Diese Transpiration haben Bonnier und Mangin (84) bei verschiedenen Pilzen geprüft; sie fanden, dass der Process in gleicher Weise wie bei höheren Pflanzen von Feuchtigkeit, Temperatur und Licht abhängt. Bei der ungemeinen Zartheit vieler Pilzhyphen, dem Mangel einer besonders ausgebildeten Cuticula kann über das Stattfinden der Transpiration in der freien Natur

wie in den gewöhnlichen Kulturen kein Zweifel bestehen. Man muss immer besondere Vorkehrungen treffen, um einen Luftraum längere Zeit dampfgesättigt zu halten. Der entscheidende Einfluss der Transpiration für die Fortpflanzung lässt sich am deutlichsten bei *Sporodinia* (Klebs 98, p. 11) nachweisen, weil die Versuche ergeben, dass sie das stets wirksame Mittel ist, um reichliche Sporangienbildung zu erhalten. Der Feuchtigkeitsgehalt von 70 bis 90%, der in erster Linie den Grad der Wasserverdunstung regulirt, die Luftbewegungen, die die Bildung einer dampfgesättigten Luftschicht dicht über dem Substrat verhindern, die Temperatur, die mit ihrem Steigen die Luft trocken macht und die Pilzhyphen direct zu grösserer Transpiration anreizt, das Licht, alle diese Umstände befördern die Sporangienbildung, während eine dampfgesättigte Luft den Process äusserst beschränkt. Gelegentliche Beobachtungen zeigten mir einen ähnlichen günstigen Einfluss der Transpiration auf die Sporenbildung anderer Pilze. In einer mässig feuchten Luft findet z. B. bei *Sporodesmium spec.* die denkbar stärkste Conidienbildung statt, bei der jede Lufthyphe die Sporenketten erzeugt; in dampfgesättigter Luft entwickelt sich ein üppiges steriles Luftmycel, von dem nur ein Theil Conidien erzeugt. Auch für *Botrytis cinerea* machte ich die gleiche Beobachtung. In allen solchen Fällen wird die Lufthyphe, die aus dem feuchten Substrat tritt, mit ihrer Spitze zuerst die etwas trockneren Luftschichten berühren und an ihr am meisten transpiriren, weil die Spitze die dünnste Membran besitzt. Je früher solche Schichten erreicht werden, um so rascher geht die Spitze zur Bildung von Conidien, resp. zuerst des Trägers über. Die Träger werden daher immer kürzer, bis nahe dem Feuchtigkeitsminimum der Umwandlungsprocess unmöglich wird.

In anderen Fällen ist die Transpiration nur das Mittel, die normale Form der Träger herbeizuführen, während die Bildung der Conidien selbst unabhängig davon ist (s. p. 118). So erfolgt nach Werner die typische Ausbildung des Conidienträgers von *Volutella ciliata* mit den sterilen Haaranhängen nur in einer Luft, die etwas Transpiration gestattet; sehr feuchte Luft wirkt wie Flüssigkeit. Aehnlich verhält es sich mit der Fruchtbildung von *Didymium*-Arten, die, wie ich vorhin erwähnte, auch unter Flüssigkeit erfolgen kann, aber ohne Kalkmantel, da die von der jungen Frucht ausgeschiedene Kalklösung sich in dem Wasser verliert (Ward p. 86). Macht man den Versuch in sehr feuchter Luft, so läuft die Kalk-

lösung ebenfalls ab oder krystallisirt nur sehr unvollständig. Erst bei einer Transpiration ist die Bildung des normalen Kalkmantels möglich. Ferner wird in einer Flüssigkeit auch das Capillitium von *Didymium effusum* nur in sehr geringem Maasse ausgebildet, ebenso wie in einer sehr feuchten Luft. Erst die Transpiration reizt die junge Frucht zu einer vollständigen Entwickelung des Capillitiums. Bisher ist nur bei einer kleinen Zahl von Fällen der directe Einfluss der Transpiration auf die Fortpflanzungsorgane nachgewiesen; aber es ist auch bei den mykologischen Forschungen nie darauf geachtet worden. Ferner ist der Nachweis in vielen Fällen sehr schwierig, weil es sich um sehr geringe Grössen handelt. Schon in meiner ersten Arbeit über Pilze (Klebs 96) betonte ich die Thatsache, dass *Mucor racemosus*, *Penicillium* u. s. w. auch in einer dampfgesättigten Luft ihre Conidien ausbilden. Selbst *Sporodinia* vermag unter solchen Bedingungen eine beschränkte Sporangienbildung aufzuweisen. Diese Thatsachen widerlegen meine Anschauung durchaus nicht. Die Pilze athmen, wie allgemein bekannt ist, sehr intensiv und thun dies in der Luft wahrscheinlich wegen der leichteren Sauerstoffaufnahme in noch höherem Maasse als das Mycelium im Substrat. Daher wird die Temperatur der Lufthyphen stets höher als die ihrer Umgebung sein; sie werden Wasserdampf ausscheiden müssen, der sich dann allerdings gleich in flüssiger Form niederschlägt. Wie Pfeffer (97, p. 228) hervorhebt, genügt die Erhöhung von 20 auf 20,2° C., um die Dampftension um ungefähr 0,24 mm zu erhöhen. Bei den zarten Pilzhyphen braucht die absolute Menge des in Dampfform ausgehauchten Wassers überhaupt nur eine sehr geringe zu sein.

Der hervorgehobene Einfluss der Transpiration für die Fortpflanzung mancher Pilze lässt auch die Bedeutung des negativen Hydrotropismus und zum Theil des positiven Heliotropismus verstehen. Beide Formen der Reizbarkeit wirken dahin die Lufthyphen, z. B. von *Sporodinia*, von dem feuchten dunkeln Substrate in trocknere und hellere Luftschichten zu lenken, wo die für die Fortpflanzung optimale Transpiration erfolgen kann (vergl. Klebs 98, p. 54 u. f.). Ebenso ist auch der negative Hydrotropismus der zur Fruchtbildung übergehenden Plasmodien, den Stahl (84) festgestellt hat, in seiner Bedeutung verständlich.

Bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse wäre es sehr voreilig, in allen Fällen der Transpiration in sehr feuchter Luft eine wesentliche Rolle zuzuschieben. Es erscheint nicht einmal wahr-

scheinlich, da ihre nächste Wirkung, die Verringerung des Wassergehaltes an den Lufthyphen, doch auch auf anderem Wege erreichbar ist, nämlich durch die Ausscheidung flüssigen Wassers, die in dampfgesättigter Atmosphäre erfolgt. Die Tröpfchenbildung in Folge des sog. Blutungsdruckes ist nach der von Wieler (93, p. 16) zusammengestellten Tabelle bei 11 Pilzgattungen beobachtet worden; ich kenne bisher keinen Pilz, der nicht eine solche Ausscheidung in feuchter Luft aufweist. Die Intensität der Ausscheidung hängt auch von specifischen Eigenthümlichkeiten der Pilze ab, ähnlich wie bei den Phanerogamen. Auf dem gleichen Substrat wachsend und bei sonst gleichen Bedingungen scheiden *Mucor racemosus* und *Penicillium* mehr Wasser aus als z. B. *Sporodesmium spec.* Die Frage, wie die Ausscheidung vor sich geht, ist ungelöst, die verschiedenen Möglichkeiten der Beantwortung werden von Pfeffer (97, p. 46) eingehend besprochen. Hier interessirt in erster Linie die Thatsache der Wasserausscheidung, die in der Form nur in der Luft möglich ist. Wohl werden innerhalb der Nährflüssigkeit Wassertheilchen aus der Umgebung in das Zellinnere, aus diesem in jene wandern. Aber dieser Austausch vertheilt sich auf das ganze Mycelium, und die Druckdifferenzen gleichen sich überall sehr schnell aus. Wenn bei den wachsenden Lufthyphen Wasser in einzelnen Tropfen an gewissen Stellen ausgeschieden wird, so könnten sehr wohl bestimmte Veränderungen dadurch in den Hyphen ausgelöst werden, bevor etwa ein Nachströmen des Wassers aus dem Flüssigkeitsmycelium erfolgt ist. Durch die periodisch sich wiederholende Ausscheidung können die Veränderungen gesteigert und in jene Richtung gelenkt werden, die schliesslich zur Conidienbildung führt. Auch bei der Einwirkung der Wasserdampf-Ausscheidung muss es sich um ein periodisches Ausscheiden und Zuströmen von Wasser handeln. Diese Ueberlegungen weisen weiter auf die Bedeutung der Wasseraufnahme hin. Diese hängt einmal von der besonderen Beschaffenheit des Myceliums, vor Allem von seiner osmotischen Leistungsfähigkeit ab, andererseits von den osmotischen Druckverhältnissen des Nährmediums. Es giebt Pilze, für deren Conidienbildung in der Luft gerade der Grad der Wasseraufnahme durch das Mycelium sehr wichtig ist. *Eurotium repens* bildet normale Conidienträger auf einem festen Substrat oder einer Nährflüssigkeit nur dann aus, wenn die Wasseraufnahme bis zu einem gewissen Grad beschränkt ist. Auf nassem Brot wie auf verdünntem Nähragar fructificirt der Pilz ebenso schlecht wie auf einer

verdünnten Lösung von Traubenzucker. Selbst bei einer solchen von 6—8 % Traubenzucker wandelt sich der grössere Theil der bereits angelegten Conidienträger in vegetative Mycelfäden um d. h. benimmt sich so, als wären sie rings von Flüssigkeit umgeben. Völlig normale Conidienbildung tritt erst ein auf 15 % Traubenzucker, einer Concentration, die für Pilze wie *Saprolegnia* bereits das für das Leben gesetzte Maximum übertrifft. Es ist eine specifische Eigenheit des *Eurotium*-Myceliums, in den Zellen einen hohen osmotischen Druck zu erzeugen, der noch beträchtlich gesteigert werden kann, wenn der osmotische Druck des Nährmediums wächst. Beim Sinken dieses letzteren Druckes unter ein gewisses Minimum vermag das Mycelium seinen eigenen Druck nicht entsprechend zu vermindern, in Folge dessen die in die Luft ragenden Hyphen beständig mit Wasser übersättigt sind, namentlich bei nur schwacher Transpiration in feuchter Luft. Die Folge dieser Wasserfülle ist die myceliale Umwandlung der angelegten Conidienträger. Das vegetative Wachsthum, das auch hier wieder weniger empfindlich ist, vermag noch unter solchen Umständen stattzufinden.

Die mit dem Leben in der Luft verbundene Art der Wasserbewegung kann nach dem Vorhergehenden je nach der Organisation der Pilzspecies in verschiedener Weise die Fortpflanzung beeinflussen. In Wirklichkeit sind die Beziehungen der Pilze zu ihrer flüssigen oder gasförmigen Umgebung noch viel verwickelter, weil es sich auch noch um die Bewegung gelöster Substanzen handelt. Bei der eigentlichen Transpiration kommt wesentlich die Wasserdampfabgabe in Betracht; über die Ausscheidung anderer Gase, von der Kohlensäure abgesehen, wissen wir bisher nichts. Aber schon bei der Ausscheidung von flüssigem Wasser tritt die Frage heran, ob nicht eine Ausscheidung von darin gelösten Substanzen vorkomme. Sicher werden solche Stoffe bei manchen Pilzen ausgeschieden; ich erinnere an die Ausscheidung von oxalsaurem Kalk bei *Mucor*-Arten, von kohlensaurem Kalk bei den Früchten der Myxomyceten. Wir haben kennen gelernt, wie im letzteren Falle die Abdampfung des Wassers und eines Theiles der Kohlensäure zur Krystallisation des Kalkes an der Wandung führt. Ferner scheint auch in den durch den Blutungsdruck ausgepressten Tropfen etwas feste Substanz gelöst zu sein. Pfeffer (97, p. 256) beobachtete wenigstens in der von *Pilobolus* ausgeschiedenen Flüssigkeit Spuren von festen Stoffen und macht aufmerksam, dass diese möglicherweise einen weiteren Wasseraustritt durch plasmolytische Secretion veranlassen. Es lässt

sich nicht entscheiden, ob dieser Ausscheidung für die Fortpflanzung eine Bedeutung zukommt. Dagegen muss der Uebergang der Hyphen aus Flüssigkeit in Luft die Stoffbewegung des Organismus verändern. Während vorher an der ganzen Oberfläche des Pilzfadens ein reger Stoffaustausch mit der Umgebung stattfinden konnte, geht beim Aufenthalt in der Luft die ganze Stoffbewegung nur durch die kleine Grundfläche vor sich, an der der Luftfaden mit dem in der Nährflüssigkeit befindlichen Theile zusammenhängt. Leider kann man vorläufig nicht recht beurtheilen, welche Wirkungen diese Aenderung der Stoffbewegung mit sich bringt. Da aber jedenfalls die Nahrung aufnehmende Oberfläche einer Lufthyphe gegenüber der Flüssigkeitshyphe sehr bedeutend vermindert ist, so muss ein deutlicher Einfluss auf den ganzen Stoffwechsel der Lufthyphe ausgeübt werden. Diese hängt ganz von den Flüssigkeitshyphen ab, sie wird am stärksten von den Nahrungsveränderungen betroffen, die innerhalb der Flüssigkeit eintreten. Dazu kommt noch ein Weiteres: an der Peripherie des sich im Substrat ausbreitenden Myceliums stehen diesem frische unveränderte Nahrungstoffe zur Verfügung; die ältern Theile des Myceliums, mit denen die Lufthyphen direct in Verbindung stehen, erhalten bereits eine quantitativ und qualitativ veränderte Nahrung und übergeben diese nach weiteren Veränderungen den Lufthyphen. Daher kann das Leben in der Luft den Einfluss der Nahrungsänderung, den das Mycelium zuerst erleidet, noch erheblich steigern und dadurch auf die Fortpflanzung günstig wirken.

Der Antheil, der bei der Einwirkung des Luftlebens auf die Wasserausscheidung, sei es in Form von Dampf oder von Tropfen, oder auf die Aenderung der Stoffbewegung fällt, ist bis jetzt nicht zu ermitteln. Es wird die Aufgabe der weiteren Forschung sein, für die einzelnen Fälle den sehr verschiedenen Einfluss der genannten Factoren zu erkennen. Die Schwierigkeit der Aufgabe ist deshalb besonders gross, weil die Einwirkung der Nahrungsveränderung im Substrate hinzukommt. Selbst bei sehr einfachen Pilzen, wie *Ascoidea*, bei der die gleichen Conidien durch Nahrungsmangel in einer Flüssigkeit oder durch eine Einwirkung der Luft bei anscheinend noch reichlicher Nahrungsaufnahme veranlasst werden, steht man rathlos vor der Frage, ob die Transpiration oder die durch das Luftleben veränderte Ernährung wesentlicher ist. Etwas klarer liegt das Verhältniss bei *Sporodinia*. Hier ist die Transpiration als die für die Sporangienbildung wesentlichere Be-

dingung aufzufassen, die die Lufthyphen, auch so lange sie noch in kräftigster Weise ernährt werden, beeinflusst. Wenn aber im Substrat Nahrungsmangel eintritt, so wirkt dieser schliesslich bei weitgehender Beschränkung der Transpiration als Anlass zur Fortpflanzung. Nahrungsmangel im Substrat und Transpiration in der Luft ersetzen sich gleichsam in ihren Wirkungen. Bei den höheren Pilzen wirken sie beständig zusammen; neben der Transspiration kommt die Veränderung der Stoffbewegung hinzu. Wegen den bisher unüberwindlichen Schwierigkeiten, den Complex von Bedingungen in seine einzelnen Bestandtheile klar aufzulösen und den Werth jedes derselben abzuschätzen, ist es auch nicht möglich, sicher zu sagen, worin der wesentliche, den Bildungsprocess der Fortpflanzung auslösende Reiz liegt. Ich hege persönlich die Ansicht, dass die chemische Veränderung der Nahrung im Substrate auch bei den höheren Pilzen als ein solcher Reiz wirkt. Der Mangel an flüssigem Wasser in der Umgebung, der mit dem Luftleben nothwendig verbunden ist und in der angegebenen Weise verschiedene Aenderungen mit sich bringt, ist als eine specielle Bedingung der Fortpflanzung aufzufassen in ähnlichem Sinne wie die Gegenwart des flüssigen Wassers bei Pilzen gleich *Saprolegnia*. Nur bei einfachen Fortpflanzungsprocessen, der Conidienbildung mancher Pilze, kann die Transpiration wesentlich allein die Rolle des auslösenden Reizes spielen.

Mag nun die Einwirkung des Luftlebens mehr als auslösender Reiz oder als specielle Bedingung der Fortpflanzung erkannt werden, die Ansicht, dass eben der Mangel an flüssigem Wasser für diese Wirkung in Betracht kommt, wird sich wohl bei späteren Untersuchungen bestätigen. Im näheren Zusammenhang damit werden sich dann die Eigenschaften der Sporen erklären lassen, insbesondere ihre Fähigkeit, so widerstandskräftig gegenüber den äusseren Schädigungen zu sein und oft so lange Zeit in trockenem Zustande ihr Leben zu bewahren. Solche Fähigkeiten können auch bei der Bildung in Flüssigkeiten erlangt werden, wie die Bakteriensporen beweisen. Aber bei diesen handelt es sich um sehr einfache Organismen, bei denen häufig die vegetativen Zellen in gleichem Maasse widerstandsfähig sind. Mit der fortschreitenden Differenzirung in der Reihe der Pilze, der sehr viel verwickelteren inneren Structur der Sporen muss die directe Einwirkung der Luft hinzu kommen, um sie für die oft lange Wanderung in der Luft geeignet zu machen, während das vegetative Mycelium sehr häufig

durch Wassermangel getödtet wird. Die chemische Zusammensetzung der Sporen ist äusserst wenig untersucht; um so dankenswerther sind die Analysen, die E. Cramer (94) von dem Mycelium und den Sporen von *Penicillium* gemacht hat. Ich gebe seine Durchschnittszahlen:

	Trockensubstanz	Asche in der Trockensubstanz
Sporen	61,13	3,09
Mycelium	12,36	11,34

Die Sporen besitzen also einen wesentlich höheren (4—5fachen) Trockengehalt wie die reine Mycelmasse, während gleichzeitig ihr Aschengehalt in der Trockensubstanz eine wesentliche Verminderung (auf $^1/_3$ bis $^1/_4$) erfahren hat (vergl. auch Cramer 91, p. 104). Diese Zahlen lassen die tiefgreifenden Umänderungen ahnen, die bei der Fortpflanzung thätig sind und die nach dem Vorhergehenden im engsten Zusammenhange mit den besprochenen Einwirkungen des Luftlebens stehen.

3. Der Einfluss des Sauerstoffs.

Nach den Erörterungen im vorigen Capitel kommt dem Sauerstoff kein entscheidender Einfluss für die Erregung der Fortpflanzungsprocesse zu. Bisher ist kein Fall unter den niederen Organismen bekannt, bei welchem eine besondere Erleichterung der Sauerstoffaufnahme als auslösender Reiz der Fortpflanzung wirken muss. Es ist nicht ausgeschlossen, dass solche Fälle vorkommen. Für die Mehrzahl der Organismen ist der Sauerstoff ein unentbehrliches Lebenselement und muss als solches unter allen Umständen auch für die Fortpflanzung Bedeutung haben. Jedes Mycelium, das bei optimalem Sauerstoffgehalt sich ernährt und wächst, wird auch für die Fortpflanzung in dem günstigsten Reizzustande sich befinden. Das Leben in der Luft muss demnach in Folge der Gewährung ungehemmter Sauerstoffaufnahme für die ganze Entwickelung eines Pilzes, der einmal daran angepasst ist, sehr vortheihaft wirken (s. p. 121). Die Ansprüche an den Sauerstoffgehalt sind natürlich äusserst verschieden. Die obligaten Anaeroben, die bisher nur unter den Bakterien, nicht unter den Pilzen, beobachtet worden sind, verlangen höchstens Spuren von Sauerstoff. Das Mycelium von *Mortierella* und anderen Pilzen wächst nur gut bei möglichst erleichterter Sauerstoffaufnahme.

Geht man von einem vorher gut ernährten Mycelium aus, d. h. einem solchen, dem auch genügend Sauerstoff zur Verfügung stand, und berücksichtigt man zunächst die einfacheren Fortpflanzungsprocesse, so können diese bei sehr grossen Schwankungen des Sauerstoffgehaltes ohne Schädigung vor sich gehen. Erst bei starker Sauerstoffabnahme macht sich ein hemmender Einfluss geltend. Im Allgemeinen gilt nach meinen Erfahrungen die Regel: das Minimum des Sauerstoffdruckes liegt für die Fortpflanzung höher als für das vegetative Wachsthum. Leider fehlen bisher genaue Untersuchungen über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf das Wachsthum der Pilze. Für Phanerogamen hat Wieler (83, p. 223) nachgewiesen, mit wie geringen Sauerstoffmengen noch Wachsthum möglich ist. Keimlinge von *Helianthus annuus* wuchsen noch in einer Luft mit 0,00029 Volumprocent Sauerstoff. Dagegen sollen die Pilze wie *Coprinus lagopus*, *Mucor Mucedo*, *Phycomyces* schon in einer Luft von 3—5 mm Quecksilberdruck, entsprechend 0,14—0,20 Volumprocent Sauerstoff, mit dem Wachsthum aufhören. Diese auffallende Differenz zwischen Phanerogamen und Pilzen erklärt sich einfach daraus, dass Wieler bei den ersteren vegetative Theile, bei den letzteren Fortpflanzungsorgane untersucht hat. Das Wachsthum des Pilzmyceliums ist in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoff gar nicht näher geprüft worden. Sicher ist das Mycelium im Stande selbst geringe Spuren von Sauerstoff für sein Wachsthum zu verwerthen, ähnlich wie es die Phanerogamen vermögen. Dagegen unterscheiden sich die Fortpflanzungsorgane von den vegetativen Theilen durch ihre höheren Ansprüche an die Concentration des Sauerstoffs in ihrer Umgebung. *Sporodinia grandis* und *Eurotium repens* können bei einem Luftdruck von 3—5 mm Quecksilber in Form des Myceliums noch wachsen, aber sie sind nicht im Stande Sporangienträger auszubilden.

Bei der gleichen Luftverdünnung vermögen auch die Fruchtträger von *Phycomyces*, *Mucor Mucedo* nach den Untersuchungen Wielers nicht zur Reife zu gelangen. Für *Mucor racemosus* beginnt bei 6—10 mm Barometerstand die Bildung der Sporangienträger, aber es unterbleibt die Bildung der Sporen, und man beobachtet vielfach ein vegetatives Auswachsen der angelegten Köpfchen (Klebs 96, p. 496). Bei *Sporodinia* liegt die Grenze für die normale Ausbildung der Sporangien bei 15 mm Quecksilber (Klebs 98, p. 18).

Die verschiedenen Fortpflanzungsorgane des gleichen Pilzes zeigen verschiedene Grenzwerthe des Sauerstoffdruckes. Die Paulosporen z. B. von *Mucor racemosus, Saprolegnia* sind sehr anspruchslos und nähern sich in der Beziehung sehr den vegetativen Theilen. Die Carposporen dagegen verlangen einen höheren Partiärdruck des Sauerstoffs als Paulo- und Kinosporen. Bei *Sporodinia* liegt die Grenze für die Zygotenbildung bereits bei 20—25 mm Quecksilber, für die Kinosporen bei 15 mm. Selbst noch bei höherem Druck, bis zu 60 mm Quecksilber, macht sich ein Einfluss des Sauerstoffs auf die geschlechtliche Fortpflanzung von *Sporodinia* geltend. An den Trägern entstehen fast ausschliesslich Parthenosporen, und die absolute Menge der Träger ist im Vergleich zu den Kulturen unter normalem Luftdrucke relativ gering.

Aller Voraussicht nach werden noch viele andere Pilze, wie es auch für Algen zutrifft, ihre Fortpflanzungsorgane erst bei höherem Sauerstoffdruck ausbilden, als es für das Wachsthum nöthig ist. Gewisse Angaben in der Literatur über die Förderung der Fortpflanzung durch den Sauerstoff werden sich darauf zurückführen lassen. Nach Hansen ist der Zutritt von Luft für die Sporenbildung von *Saccharomyces* nöthig. Da besondere Untersuchungen über den Einfluss des Sauerstoffs nicht vorliegen, beruht wohl die Ansicht auf der Beobachtung, dass die Hefe leichter auf feucht gehaltenen Flächen Sporen bildet als innerhalb einer Flüssigkeit. Nach meiner Ansicht dient der Aufenthalt auf einer feuchten Fläche wesentlich als Förderungsmittel des Nahrungsmangels. Dagegen kann die Hemmung der Sporenbildung in einer Flüssigkeit sehr wohl auf einem Sauerstoffmangel beruhen. Denn aus früher angegebenen Gründen (s. p. 121) kann der Sauerstoffgehalt in einer Kulturflüssigkeit sehr sinken; er kann jenes Minimum erreichen, das für die Sporenbildung der Hefe gesetzt ist, während das Wachsthum noch fort geht, da dieses überhaupt zeitweilig ohne Sauerstoff erfolgen kann. An und für sich kann die Sporenbildung sehr wohl in einer Flüssigkeit vor sich gehen (Hansen 99, p. 2), wie ich es selbst bei Anwendung nicht zu dicker Wasserschichten öfters beobachtet habe.

Wahrscheinlich lässt sich in ähnlicher Weise wie bei *Saccharomyces* auch bei den Bakterien die Frage nach dem Einfluss des Sauerstoffs auf die Sporenbildung lösen. Nach Buchner (90, p. 5) hat der Sauerstoff keine besondere Bedeutung für den Process bei *Bacillus anthracis*, und das ist insoweit richtig, als der Sauerstoff

nicht die Rolle des auslösenden Reizes wie der Nahrungsmangel versieht. Andererseits ist für die Sporenbildung nach den Angaben von Schreiber (96) mehr Sauerstoff nöthig als für das Wachsthum. In Reagenzröhrchen von 15 cm Höhe, die mit Watte verschlossen sind, entscheidet die Höhe der angewandten Flüssigkeitssäule, ob Sporen ausgebildet werden oder nicht. Bei einer Höhe der Nährflüssigkeit von ca. 4 cm findet die Sporenbildung von *Bacillus anthracis* statt; bei grösserer Höhe nimmt sie ab und hört schliesslich ganz auf, während Keimung und Wachsthum erfolgen können. Gleiche Resultate erhielt Schreiber bei der Untersuchung von *Bacillus subtilis* und *tumescens*. Aus allem ist zu schliessen, dass das Minimum des Sauerstoffdruckes für die Sporenbildung höher liegt als für das Wachsthum. Sehr wahrscheinlich werden auch die Bakterien, die sich eben zur Fortpflanzung rüsten, eine höhere Sauerstoffspannung als Optimum haben, wie die vegetativen Zellen. Besonders für *Bacillus subtilis* ist von Cohn u. A. beobachtet worden, dass die Anfangs in der Flüssigkeit umherschwärmenden Zellen zur Zeit der Sporenbildung sich an der Oberfläche der Kultur ansammeln (Migula 97, p. 175). Sie suchen hier den höheren Sauerstoffdruck auf, der für die Sporenbildung besonders günstig ist.

In einer neuern Untersuchung hat Weil (99, p. 51) wieder den Einfluss des Sauerstoffs besprochen, aber ohne den Kernpunkt der Frage zu lösen. Weil beobachtete Sporenbildung von *Bacillus anthracis* bei anscheinend völligem Sauerstoffmangel, wenn gewisse Substrate wie Quitten- und Eibischschleim, ferner Kartoffelscheiben angewandt wurden, während in Kulturen mit Bouillon, Gelatine unter solchen Umständen nur Wachsthum eintrat. Nach der Art der Versuchsanstellung ist kein sicheres Urtheil zu fällen über den Unterschied im Verhalten der beiden Functionen gegenüber der Athmung oder dem sie vertretenden Spaltungsprocess. Für die augenscheinlich nur geringe Sporenbildung könnten eventuell die in den Kulturen doch vorhandenen Spuren von Sauerstoff ausgereicht haben. Im anderen Falle müsste die Spaltung der Kohlehydrate, Stärke etc. die Betriebskraft geliefert haben; der sichere Nachweis ist von Weil nicht geliefert worden, weil er der Sache nicht weiter nachgegangen ist. Selbst die obligat anaeroben Bakterien scheinen für ihre Sporenbildung einen gewissen Sauerstoffdruck zu verlangen. Denn wie Migula (97, p. 175) mit Recht hervorhebt, sind z. B. die Tetanusbacillen in den Wunden immer in Sporenbildung be-

griffen, was auf einen Einfluss der Luft auf den Process hindeutet. Auch die facultativ anaeroben Bakterien scheinen ihre Sporen nur bei Luftzutritt ausbilden zu können (Migula l. c.).

Bisher ist nur der gewöhnliche Fall ins Auge gefasst worden, in dem eine zu starke Herabsetzung des Sauerstoffdruckes hemmend auf die Fortpflanzung einwirkt. Möglicherweise könnte aber eine starke Herabsetzung des Sauerstoffdruckes bei gewissen Organismen zur Auslösung der Fortpflanzung führen. In gewissem Sinne gilt dies wirklich bei den Organismen mit einfacher Cystenbildung wie Flagellaten, Infusorien u. dergl. Sauerstoffmangel zwingt z. B. die Plasmodien in gleicher Weise zu der Bildung von Polycysten wie Nahrungs- oder Wassermangel; dem Sauerstoff selbst kommt dabei keine specifische Bedeutung zu. Anders soll es sich bei *Mucor stolonifer* verhalten, dessen Zygotenbildung nach de Bary (66, p. 31) durch Sauerstoffmangel veranlasst wird — eine Behauptung, für die de Bary selbst nicht entscheidende Beweise beigebracht hat. Brefeld, der Anfangs (74, p. 40) den Eintritt der Fruchtbildung von *Eurotium*, *Penicillium* ebenfalls der Wirkung des Sauerstoffmangels zuschob, hat später die Meinung verlassen, weil die Früchte sich bei reichlichem Sauerstoffzutritt bildeten; er spricht sich dabei ganz allgemein gegen die Ansicht aus, nach der äussere Einflüsse einen directen Einfluss auf die Entstehung der Fortpflanzungsorgane ausüben. Die ausführlichste Begründung der Ansicht de Bary's hat van Tieghem (76, p. 322) für die Zygotenbildung von Mucorineen wie *Sporodinia* und *Absidia* gegeben. Aber bei meiner Untersuchung von *Sporodinia* liess sich sicher nachweisen, dass der Sauerstoffmangel keine Bedeutung für den Process besitzt. Für *Eurotium repens*, dessen Früchte zweifellos bei normalem Luftdruck in üppigster Weise entstehen, machte ich (Klebs 96, p. 487) auf die Frage aufmerksam, ob nicht die Fruchtbildung gegenüber einem Sauerstoffmangel weniger empfindlich wäre als die Conidienbildung; in einem Versuch schien dieses Verhalten zuzutreffen. Aber den genaueren Nachweis dafür habe ich nicht führen können, was mir jetzt um so nöthiger erscheint, als eine Ausnahme der Regel vorliegen würde, nach der die höhere Fruchtform grössere Ansprüche an den Sauerstoff macht als die niedere.

Die interessante Frage nach dem Maximum des Sauerstoffdruckes für die Fortpflanzung ist bisher nicht untersucht worden. Die Grösse des Maximums wird auch hier je nach den specifischen Eigenschaften der einzelnen Organismen äusserst verschieden sein;

man braucht nur einerseits an die anaeroben Bakterien, andererseits an die höheren Pilze zu denken. Wahrscheinlich wird der Werth des Maximums für die Fortpflanzung tiefer liegen als für das Wachsthum.

4. Der Einfluss der Temperatur.

Der Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungserscheinungen kann sich in verschiedenen Richtungen geltend machen. Die Temperatur muss als allgemeine Bedingung alles Lebens in ihren Wirkungen untersucht werden; man muss ferner fragen, ob sie in irgend einer besonderen Weise die Fortpflanzung beeinflusst. Für die Untersuchung der allgemeinen Bedeutung kommt es darauf an, die Cardinalpunkte der Temperatur für die Fortpflanzung der verschiedenen Organismen zu bestimmen. Diese Aufgabe ist mit manchen Schwierigkeiten verknüpft. Beschränken wir uns zunächst auf das Minimum und Maximum, so lassen sich die Werthe deshalb wenig genau angeben, weil diese bei der gleichen Species schwankend sind. Vor allem hat die Ernährung sowohl in Bezug auf Qualität wie Concentration einen merkbaren Einfluss, wie besonders die Untersuchungen von Thiele (96) zeigen. Für das Wachsthum von *Penicillium glaucum* z. B. liegt das Maximum auf Traubenzuckerlösung (4 %) bei 31° C., auf Ameisensäure (0,5 %) bei 35° C., auf Glycerin (2 %) bei 36° C. (Thiele 96, p. 11—12). Ferner kommt hinzu, dass der Organismus sich allmählich an eine höhere resp. niedere Temperatur gewöhnt und dann andere Cardinalpunkte als anfänglich zeigt. Für die Zoosporen- und Oosporenbildung von *Vaucheria repens* beträgt das Temperatur-Minimum 3° C.; wenn die Alge monatelang bei niederer Temperatur gehalten wird, so gewöhnt sie sich daran, ihre Zoosporen wie Oosporen bei 0—1° C. zu bilden. Bei dem bekannten Pilz *Dematium pullulans* ensteht nach Schostakowitsch (95, p. 19) aus den Hefeconidien bei 30—31° C. durch Zelltheilung eine eigenartige Pilzbildung, die früher als Coniothecium bezeichnet wurde. Geht man von einem solchen Coniothecium aus und legt mehrere aufeinanderfolgende Kulturen bei der gleichen Temperatur an, so gewöhnt sich der Pilz daran und vermag sich bei 30—31° C. wieder durch Hefeconidien fortzupflanzen. Die Bestimmung der Cardinalpunkte wird dann noch weiter erschwert, indem die verschiedenen Racen anscheinend der gleichen Art sich verschieden

verhalten. Für den gleichen Pilz *Penicillium glaucum* giebt Wiesner (73) als Maximum die Temperatur von 43° C., Thiele eine solche von 36° C.; solche Unterschiede können nur durch die Annahme erklärt werden, dass das *Penicillium glaucum* aus sehr verschiedenartigen Varietäten besteht (vergl. auch Elfving 90, p. 122).

Trotz alledem gewähren die bis jetzt bestimmten Cardinalpunkte grosses Interesse, weil aus ihnen doch im Grossen und Ganzen das Verhältniss der verschiedenen Organismen zur Temperatur klar hervorgeht. Besonderes Gewicht lege ich dabei auf einen Punkt, der allerdings bei den bisherigen Arbeiten über solche Cardinalpunkte nicht genügend berücksichtigt wurde. Es handelt sich dabei um die Bestimmung der Cardinalpunkte für die verschiedenen Lebensfunctionen eines und desselben Pilzes unter sonst übereinstimmenden äusseren Bedingungen. Hier interessirt besonders der Unterschied von Wachsthum und den verschiedenen Fortpflanzungsarten. In der Tabelle der folgenden Seite habe ich die mir zugänglichen Werthe zusammengestellt.

Aus dieser Tabelle lässt sich die wichtige Folgerung entnehmen, dass das Maximum der Temperatur für das Wachsthum stets höher liegt als für irgend eine Fortpflanzung, und dass unter den Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes die complicirtere Sporenform sich durch ein tieferes Maximum auszeichnet, als die einfachere Form. Für das Minimum wird wohl die entsprechende Regel gelten; nur sind die bisherigen Bestimmungen wenig genau. Doch wächst das Mycelium von *Eurotium* noch bei 6—7°, das von *Basidiobolus ranarum* bei gleicher Temperatur (Raciborski 96, p. 116) ohne normale Fortpflanzungsorgane ausbilden zu können. Einen deutlichen Unterschied zwischen dem Minimum für Wachsthum und Sporenbildung hat Hansen bei verschiedenen Species von *Saccharomyces* festgestellt.

Je nach den Pilzen kann der Unterschied in Bezug auf die Temperatur zwischen Wachsthum und Fortpflanzung oder zwischen den Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes grösser oder geringer sein. Am geringsten ist der Unterschied zwischen Wachsthum und Bildung der Paulosporen, z. B. von *Mucor racemosus*, die bis nahe zum Minimum oder Maximum für das Wachsthum ausgebildet werden. Sie führen hinüber zu denjenigen Cystenbildungen, die gerade am Minimum oder Maximum entstehen (siehe unten).

Noch schwieriger als die Bestimmung des Minimums und Maximums ist die des Optimums, weil es hier nicht bloss darauf

Ueber die Temperatur-Minima und -Maxima für Wachsthum und Fortpflanzung.

Pilzspecies	Wachsthum		Kinosporen		Carposporen		Beobachter
	Minima	Maxima	Minima	Maxima	Minima	Maxima	
Anixiopsis stercorarius	2°	37°			3°	35—36°	Hansen (97)
Eurotium repens	7—8°	37—38°	8—9°	35—36°	?	33—34°	Klebs (96)
Sporodinia grandis	1—2°	31—32°	5—6 (?)	29—30°	5—6 (?)	27—28°	Klebs (98)
Mucor racemosus	4—5°	32—33°	6 - 7°	30—31°			Klebs (96)
Mortierella Tieghemi	?	24—25°	?	20°			Bachmann (99)
Pilobolus microsporus	2—4°	33—34°	10—12°	28—30°			Gräntz (98)
Saprolegnia mixta	0—1°	36—37°	1—2°	32—33°	1—2°	26—27°	Klebs (99)
Penicillium glaucum	2,5°	43°	3°	40°			Wiesner (73)
Bacillus anthracis	7°	45°			12°	40°	Schreiber (96) Weil (99)
Bacillus subtilis	8°	50°			10°	47°	Schreiber (96)
Bacillus tumescens	10°	45°			12°	42°	Schreiber (96)
Saccharomyces Cerevisiae I . .	4°*)	38°*)			9°	37,5°	Hansen (83)

*) Die Angaben über genaue Wachsthum-Minima und -Maxima habe ich nicht gefunden; ich habe die für die Hautbild-
Saccharomyces von Hansen bestimmten Cardinalpunkte genommen, die aber etwas zu hoch resp. zu niedrig sind.

ankommt, ob überhaupt Sporen gebildet werden, sondern auch in welcher Zeit und in welcher Intensität der Bildungsprocess erfolgt. Für die in kurzer Zeit verlaufenden Processe ist eine solche Bestimmung am besten auszuführen. Die genauesten Untersuchungen dieser Art verdankt man Hansen (83) für die Sporenbildung von *Saccharomyces*; er stellte auch die wichtige Thatsache fest, dass die Cardinalpunkte der Temperatur charakteristische Merkmale der einzelnen Arten und Varietäten liefern, wenn die Kulturbedingungen einigermassen gleich sind. Als Beispiel für die Abhängigkeit der Sporenbildung von der Temperatur führe ich die Resultate der Hansen'schen Untersuchung an einer Hefeart an (Hansen 83, p. 33).

Saccharomyces Pastorianus 1 bildet Sporen

bei	3—4 °	C.	in	14	Tagen,
„	7—8 °	„	„	7	„
„	8,5°	„	„	5	„
„	10 °	„	„	89	Stunden,
„	15 °	„	„	50	„
„	18 °	„	„	35	„
„	23,5°	„	„	26	„
„	27,5°	„	„	24	„
„	29 °	„	„	27	„
„	29,5—30,5°	„	„	30	„
„	31,5°	keine Sporen.			

Zum Vergleich gebe ich die Werthe für die Zoosporenbildung von *Saprolegnia mixta* und die Conidienbildung von *Eurotium repens*.

Saprolegnia mixta bildet Zoosporen

bei	1—2°	C.	in	48	Stunden,
„	6—8°	„	„	24	„
„	18—20°	„	„	7—8	„
„	24—25°	„	„	5—6	„

Eurotium repens bildet Conidien

bei	8-9°	C.	in	10—12	Tagen
„	10—12°	„	„	8—10	„
„	13—15°	„	„	4—5	„
„	15—18°	„	„	3—4	„
„	20—22°	„	„	2—3	„
„	22—25°	„	„	1—2	„
„	26—30°	„	„	20—24	Stunden,
„	35—36°	„	„	2—3	Tagen,
„	37—38°	„	keine Conidien.		

Neben der Wirkung steigender Temperatur auf die Schnelligkeit der Sporenbildung tritt auch eine solche auf die Menge der gleichzeitig gebildeten Sporen hervor. Bei niederen Temperaturen von 1—2° C. verhalten sich z. B. die Hyphen, die Sporangien bilden sollen, sehr ungleichartig; die einen erzeugen sie nach 48 Stunden, die anderen erst nach drei, vier und mehr Tagen, so dass der Process lange Zeit fort geht. Bei optimaler Temperatur erfolgt gleichzeitig in der ganzen Kultur die Zoosporenbildung. Ein gleiches Verhalten habe ich auch für Algen feststellen können.

Ueber das Verhältniss der Optima für Wachsthum und Fortpflanzung lässt sich wenig aussagen, da keine genügend sicheren Bestimmungen des Wachsthumoptimums vorliegen. Selbst bei den so oft untersuchten Bakterien existiren wenige Angaben darüber. Es scheint, dass z. B. beim Milzbrandbacillus die Optima für Wachsthum und Sporenbildung zusammenfallen (Flügge 96, p. 222). Weil (99, p. 30), der neue Bestimmungen ausgeführt hat, giebt als Wachsthumoptimum 37° C. an, während das Optimum für die Sporenbildung zwischen 31 und 37° C. liegt. Die bei 37° C. entstandenen Sporen zeichnen sich nach Weil durch besondere Widerstandsfähigkeit aus. Bei den Pilzen mit mehreren Fortpflanzungsarten fällt jedenfalls das Optimum für Wachsthum nicht mit dem für die einzelnen Sporenformen zusammen, weil diese selbst verschiedene Optima aufweisen. Bei *Saprolegnia mixta* liegt das Optimum für die Oosporen bei 21—23° C., für die Zoosporen bei 24—28° C.

Nach Besprechung der Cardinalpunkte wende ich mich der Frage zu, ob die Temperatur eine specielle Wirkung auf die Fortpflanzung ausübt, ob sie für diese unter Umständen als morphogener Reiz in Betracht kommt. Es giebt Fälle, in denen eine Temperatur nahe dem Minimum oder Maximum für das Leben einen einfachen Fortpflanzungsprocess auslöst. So kann man die Plasmodien von *Didymium difforme* sehr schnell zur Bildung von Polycysten bringen, wenn man sie einer Temperatur von 1—2° C. oder von 25—26° C. aussetzt. Bei noch höherer Temperatur, z. B. 30° C. geht das Plasmodium unter Zerfall in einzelne Stücke zu Grunde. Die einfache Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur genügt, um die Polycysten wieder in das Plasmodium überzuführen. Die zu niedrige oder zu hohe Temperatur wirkt in ganz gleicher Weise bei der Cystenbildung wie der Mangel an Nahrung, Sauerstoff, Wasser (vergl. de Bary 84, p. 460); es liegt keine specifische

Wirkung der Temperatur vor. Für die schärfer differenzirten Fortpflanzungsorgane lässt sich bisher eine directe Wirkung der Temperatur, als ein ihre Bildung auslösender Reiz, nicht nachweisen. Innerhalb der Grenzen zwischen Minimum und Maximum entscheiden immer andere Veränderungen der Aussenwelt, ob Sporenbildung eintritt oder nicht. Die günstige Wirkung der optimalen Temperatur ist in der Mehrzahl der Fälle darauf zurückzuführen, dass die Wirkung des eigentlichen morphogenen Reizes gesteigert wird. Höhere Temperatur fördert den ganzen Stoffwechsel und muss daher in kürzerer Zeit den Nahrungsmangel herbeiführen, der die Sporenbildung erregt. Ebenso steigert die höhere Temperatur die Transspiration und befördert dadurch die Sporenbildung für den Fall, dass sie für diese wesentlich ist, wie bei *Sporodinia.* In allen Fällen beschleunigt die optimale Temperatur den Bildungsprocess selbst. Da nach den vorhergehenden Bemerkungen die verschiedenen Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes in einem verschiedenen Verhältniss zur Temperatur stehen, so lässt sich diese als ein vortreffliches Mittel benutzen, die eine Fortpflanzung von der anderen zu trennen. Die Paulosporenbildung von *Saprolegnia* lässt sich im reichsten Maasse erhalten bei einer Temperatur von 33° C., bei der weder Kino- noch Carposporen gebildet werden können; bei einer Temperatur von 28° C. kann man Kinosporen ohne Begleitung von Carposporen beobachten, da diese bei 26—27° C. ihr Maximum finden. Bei *Eurotium repens* ist eine Temperatur von 27—29° C. das beste Mittel, die üppigste Perithecienbildung an Stelle der Conidienbildung zu beobachten, obwohl auch diese bei der betreffenden Temperatur lebhaft erfolgen kann. Der wesentliche Grund dafür liegt wohl in der Wirkung der Temperatur auf den Stoffwechsel; es machen sich so früh und so gleichmässig die für die Perithecienbildung wichtigen Veränderungen des Substrates bemerkbar, dass fast sämmtliche Lufthyphen dazu übergehen. Zugleich hilft die durch die höhere Temperatur gesteigerte Wasseraufnahme aus dem Substrat mit, die eher der Conidien- als der Perithecienbildung entgegenwirkt. Denn auf concentrirten Zuckerlösungen überwiegt bei der gleichen Temperatur von 27—29° C. die Conidienbildung.

Bei einigen Pilzen hat die Temperatur anscheinend eine directere Bedeutung für die Fortpflanzung. *Thamnidium elegans* bildet nach Bachmann (95, p. 19) bei einer Temperatur von 27—30° C. keine Endsporangien aus, sondern nur die an Seitenzweigen sitzenden

Sporangiolen. Hiebei handelt es sich weniger um eine bestimmte Fortpflanzungsweise, die durch die Temperatur ausgelöst wird, als vielmehr nur um eine Formveränderung der Fruchtträger. Aehnliche Wirkungen auf die Formbildung übt die Temperatur bei anderen Pilzen aus. Wenn man z. B. *Mucor Mucedo* einer Temperatur von 26—28° C. aussetzt, so treten statt der langen unverzweigten Träger niedrige, eigenartig verzweigte Fruchthyphen auf, die aus einer Scheinachse mit anscheinend fast traubenförmig angeordneten Sporangien bestehen (vergl. ferner Schostakowitsch (97, p. 93) über *Mucor proliferus*). Auch die vorhin besprochene Coniothecium-Form von *Dematium pullulans*, die bisher nur bei einer Temperatur von 30° C. erlangt worden ist (Schostakowitsch 95) kann man nicht als eine besondere Fortpflanzungsweise, sondern mehr als eine besondere vegetative Wuchsform bezeichnen, die man höchst wahrscheinlich auch durch andere Mittel hervorrufen kann. Die durch höhere Temperatur erregte Veränderung der Gestaltung, z. B. bei Mucorineen lässt sich sicher durch andere Factoren in gleicher Weise erreichen. Sympodial verzweigte Sporangienträger, ähnlich wie bei *Mucor Mucedo*, erreicht man z. B. bei *Mucor racemosus* leicht durch hohe Concentration des Nährsubstrates.

Allgemein lässt sich nach den bisherigen Untersuchungen aussagen, dass die Temperatur, besonders eine um das Optimum schwankende, keinen entscheidenden Einfluss auf die Erregung des Fortpflanzungsprocesses ausübt. Dagegen ist sie oft das beste Mittel, durch ihre Wirkung auf die eigentlichen morphogenen Reize, sowie auf den durch diese veranlassten Bildungsprocess die Fortpflanzung in kürzester Zeit und in grösster Intensität herbei zu führen.

5. Der Einfluss des Lichtes.

Ein Licht mittlerer Intensität übt im Allgemeinen keinen wesentlichen Einfluss auf das Wachsthum des Myceliums der Pilze aus. Dieses geht ohne nachweisbaren Nachtheil im Dunkeln vor sich; der Abschluss des Lichtes bietet sogar Vortheile, da manche Lebensfunctionen der Pilze eher durch das Licht eingeschränkt werden. Während nach Kny (84, p. 144) die Sprossung von *Saccharomyces*, nach Stameroff (97, p. 149) das vegetative Wachsthum von *Mucor* und *Saprolegnia* gleich rasch im Dunkeln wie im Hellen erfolgt, sind andere Beobachtungen gemacht worden, nach denen das

Wachsthum besonders in der Form der Keimung durch das Licht gehemmt wird. So giebt de Bary (63, p. 39) für *Peronospora macrocarpa* an, dass die Zoosporen viel schlechter im Licht als im Dunkeln keimen, und ebenso werden die Sporen von *Rhodomyces Kochii* nach Wettstein (85, p. 7) in ihrer Keimung durch Licht beeinträchtigt. Auch andere Lebensthätigkeiten der Pilze wie die Athmung (Bonnier und Mangin 84, p. 281), die Verarbeitung der Nährstoffe (Elfving 90, p. 49) werden durch das Licht bis zu einem gewissen Grade vermindert. Die Hemmung muss sich steigern mit zunehmender Intensität, und für jeden Pilz wird es ein Maximum der Lichtintensität geben, bei der sein Leben aufhört, selbst wenn jede schädliche Temperatur-Erhöhung ausgeschlossen ist. Besonders empfindlich gegen Licht, sogar gegenüber diffusem Licht verhalten sich viele Bakterien (Flügge 96, p. 441).

Viel mannigfaltiger sind die Wirkungen des Lichtes auf die Fortpflanzung. Nehmen wir stets ein Licht mittlerer Intensität an, (directe Sonnenbestrahlung ausgeschlossen), so lassen sich drei durch Uebergänge verbundene Grade der Wirkung unterscheiden;

1. das Licht ist im Wesentlichen gleichgültig für die Fortpflanzung,
2. das Licht hemmt die Fortpflanzung,
3. das Licht fördert die Fortpflanzung oder ist direct nothwendig dafür.

Das Licht ist im Wesentlichen gleichgültig für die Fortpflanzung. Viele Pilze, namentlich die Mehrzahl der Schimmelpilze bilden ihre Fortpflanzungsorgane im Dunkeln wie im Hellen aus. Ob kleine Unterschiede dabei vorhanden sind, ist selten genau festgestellt worden. In manchen Fällen bemerkt man directe Wirkungen des Lichtes, die sich dann auf die Gestaltung der Fruchtträger beziehen. Vielfach ist z. B. ihre Länge verschieden in Licht- und Dunkel-Kulturen. Einmal hemmt das Licht etwas das Wachsthum der Träger, wie Vines (78, p. 138) für *Phycomyces*, Stameroff (97, p. 142) für *Mucor Mucedo* nachgewiesen haben. Nach Bullot (97, p. 84) wachsen dagegen die Träger von *Phycomyces* bei constanter Beleuchtung schneller als im Dunkeln. Ferner steigert das Licht die Transpiration und wirkt dadurch auf eine Verkürzung der Träger hin. Durch Regulirung der Transpiration kann man im Dunkeln die Länge der Fruchtträger von Mucorineen etc. sehr beeinflussen. Für eine Anzahl Schimmelpilze hat Lendner (97)

Angaben gemacht, nach denen das Nährsubstrat darüber entscheidet, ob die Conidienbildung im Dunkeln stattfindet oder nicht. Die Resultate der Lendner'schen Untersuchung erscheinen sehr widerspruchsvoll. Auf festen Substraten (z. B. Agar-Agar mit verschiedenen Nährstoffen) entstehen nach Lendner sowohl im Licht wie im Dunkeln Sporangien von *Mucor*-Arten (*flavidus, racemosus*); bei Anwendung der Raulin'schen Flüssigkeit sollen im Dunkeln so gut wie keine Sporangien gebildet werden, während bei Benutzung der Nährflüssigkeit van Tieghem's (Würze) *Mucor flavidus* zwar im Dunkeln, im rothen, gelben oder violetten Licht, aber gar nicht im weissen Licht (!) Sporangien bildet. Bei der Nachprüfung von meiner Seite zeigte sich zweifellos, dass *Mucor racemosus* und andere Arten bei Anwendung irgendwelcher Nährflüssigkeit normale Sporangien im Dunkeln erzeugen. Nach meiner Ansicht erklären sich die Resultate der Versuche von Lendner aus ganz zufälligen Umständen, die mit dem Licht nichts zu thun haben. Bei der Anwendung einer Nährflüssigkeit findet die Entwickelung des Myceliums innerhalb der Flüssigkeit statt; sobald diese relativ verdünnt ist, wie die von Raulin, kann es sehr leicht vorkommen, dass völliger Nahrungsmangel eintritt, bevor Lufthyphen gebildet worden sind. Unter solchen Umständen entstehen z. B. bei *Mucor racemosus* nur Gemmen. Nimmt man eine concentrirtere Lösung, so kommt es viel leichter und früher zur Bildung von Lufthyphen und damit von Sporangien. Auf festen Substraten hat das Mycelium die beste Gelegenheit, Sporangien zu erzeugen. Da Lendner gar nicht an diese Fehlerquelle bei seinen Versuchen gedacht hat, so sind die Resultate auch bei den Formen, die bisher nicht nachgeprüft worden sind, wenigstens als sehr unsicher zu bezeichnen.

Das Licht hemmt die Fortpflanzung. Nur ein einziger Fall, nämlich die Conidienbildung von *Botrytis cinerea* ist bisher bekannt geworden, bei dem das Licht eine hemmende Wirkung ausübt. Klein (85) bestätigte für diesen Pilz die zuerst von Rindfleisch gemachte Beobachtung, nach welcher die Conidienbildung nur während der Nacht stattfindet. Die Erklärung dafür liegt nach Klein in der verschiedenartigen Wirkung des rothgelben und blauvioletten Lichtes. Die rothgelbe Hälfte des Spectrums befördert, die blauviolette hemmt die Sporenbildung, und diese Hemmung ist stark genug, um der Beschleunigung das Gleichgewicht zu halten; das Resultat ist daher am Tage gleich null. Dunkelheit begünstigt andererseits den Process, so dass er nur in der Nacht stattfindet. Wenn

ein in blauem Licht aufgewachsenes Mycelium während der Nacht beleuchtet wird, so zeigt sich nur lebhaftes Wachsthum aber keine Fructification. Dagegen bei constanter Beleuchtung (während der Nacht mit Gaslampen) werden Sporen gebildet, weil im Lampenlicht die rothgelbe Hälfte relativ stärker als die blauviolette vertreten ist. Die Untersuchungen Lendner's (97, p. 41—42) an dem gleichen Pilz bestätigen die fördernde Wirkung des rothgelben, die hemmende des blauvioletten; Dunkelheit soll dagegen die Sporenbildung verzögern.

Das Licht fördert die Fortpflanzung oder ist dafür nothwendig. Nachdem bereits einige ältere Forscher die Bedeutung des Lichtes für die Fruchtbildung einiger höherer Pilze erkannt hatten (vergl. Elfving 90, Kap. 1; Zopf 90, p. 199), wurde der experimentelle Nachweis erst durch die Arbeiten Brefeld's (77, 81, 89) geliefert; die Resultate wurden bestätigt und erweitert durch eine Arbeit von Gräntz (98). Schon nach den heutigen Kenntnissen ergeben sich verschiedene Wirkungsgrade des Lichtes von schwächerer oder stärkerer Förderung bis zur Unentbehrlichkeit.

Die Fortpflanzung kann an und für sich unabhängig vom Licht sein, aber das Licht begünstigt den Process so z. B. bei *Sporodinia* durch die Steigerung der Transpiration. Diese Wirkung ist von grossem praktischem Nutzen, um in einer Kultur mit feuchtem Substrat statt Zygoten-, die Sporangienbildung zu veranlassen. Man braucht nur die Kultur hellem Licht auszusetzen, dann findet lebhafte Sporangienbildung statt, während in einer gleich beschaffenen, aber dunkel gehaltenen Kultur die Zygotenbildung überwiegt. In einer solchen Dunkelkultur werden die Träger länger als in der Lichtkultur, weil die Verringerung der Transpiration in gleicher Richtung wirkt, wie die Beförderung des Wachsthums durch den Lichtmangel. Sehr viel auffallender sind die Folgen des Lichtmangels bei den von Brefeld untersuchten *Coprinus*-Arten. Bei *Coprinus lagopus* werden die Stiele der Früchte stark verlängert, die Hüte werden normal ausgebildet; bei *Coprinus stercorarius* (Brefeld 77, p. 90) erreichen die im Dunkeln vergeilenden Stiele bei geringem Durchmesser eine oft ausserordentliche Länge bis zu 2—3 Fuss, und die Hüte bleiben bei einer Temperatur unter 15° C. rudimentär. Erst bei höherer Temperatur beobachtete Brefeld reife Hüte, wenn auch erst nach fast dreimal so langer Zeit, als im Lichte. Gräntz konnte bei *Coprinus stercorarius* erst bei Temperaturen von 20° C.

und dann nur als Ausnahmen normale Hutbildung bemerken. Den stärksten Einfluss hat das Licht auf die Sporenbildung von *Pilobolus microsporus* (Brefeld 81, p. 76), *Coprinus nycthemerus* und *plicatilis* (Brefeld 89, p. 277 u. f.). Das Licht muss die Spitze des Fruchtträgers von *Pilobolus* treffen, um die Veränderungen einzuleiten, die zur Sporangienbildung führen (Gräntz 98, p. 48). Ohne Licht verhält sich der Fruchtträger wie bei dem Mangel eines anderen für den Process nöthigen Factors — er wächst weiter, so lange ihm Nahrung vom Substrate zugeführt wird. Wie aus den Versuchen von Gräntz hervorgeht, genügt bereits eine Beleuchtung von fünf Minuten, um im Dunkeln bei einzelnen Trägern Sporangienbildung hervorzurufen. Will man bei der Mehrzahl der Träger den Process veranlassen, sind durchschnittlich 4—5 Stunden der Beleuchtung nöthig. Eine besondere Wirkung des Lichtes macht sich nach Gräntz noch darin bemerkbar, dass die fertigen Sporangien im Licht früher abgeschossen werden, als im Dunkeln.

Im Wesentlichen ähnlich wie *Pilobolus* verhalten sich die *Coprinus*-Arten dem Licht gegenüber. Die starke Verlängerung im Dunkeln hängt in erster Linie mit der mangelnden Ausbildung des Hutes zusammen. Viel deutlicher tritt bei *Coprinus* die Schmächtigkeit der verdunkelten Träger auf, die, dem Licht wieder ausgesetzt, sich sofort stark verdicken (Brefeld 77, p. 93; Gräntz 98, p. 35). Damit die Stiele im Dunkeln normale Hüte ausbilden, muss eine längere Beleuchtungszeit vorausgehen, als bei *Pilobolus*; nach Gräntz sind 10—20 Stunden nöthig, wenn auch ausnahmsweise bereits nach zweistündiger Beleuchtung ein Hut bis zur Sporenreife im Dunkeln zur Ausbildung gelangt. Wie schon Brefeld (77, p. 97) nachwies, kommt für die Wirkung auf die Fruchtbildung wesentlich die blauviolette Hälfte des Spectrums in Betracht.

Die Frage nach der Rolle des Lichtes bei der Fruchtbildung der genannten Pilze ist ungelöst. Wenn auch das Licht möglicher Weise als ein die Transpiration förderndes Mittel eine gewisse Bedeutung haben könnte, so muss doch die Hauptwirkung in einer Veränderung des Stoffwechsels der wachsenden Fruchtträgerspitze liegen. Diese Veränderung, die die eigentliche Fruchtbildung auslöst, kann bei *Coprinus stercorarius* durch höhere Temperatur ersetzt werden; für die anderen Pilze ist ein Ersatzmittel des Lichtes bisher nicht aufgefunden worden. Als nothwendige Folgen

der mangelnden Hutreife sind dann die Ueberverlängerung und Schmächtigkeit der Träger anzusehen. Nach allen meinen Erfahrungen tritt eine solche Ueberverlängerung des Trägers stets ein, wenn eine für die Fruchtreife nothwendige Bedingung fehlt oder in nicht genügendem Grade wirkt. Bei Mangel der Transpiration verlängert sich der junge Sporangienträger so lange, bis der völlige Nahrungsmangel Halt gebietet.

So beobachtete auch Gräntz die Ueberverlängerung der Sporangienträger von *Pilobolus* im Licht, wenn die Ausbildung des Köpfchens durch zu niedere Temperatur oder durch die flüssige Umgebung gehemmt war. Es handelt sich dabei nicht um eine specielle Wirkung des Lichtes, sondern um die Correlation von Köpfchen und Träger. Die Verringerung des Durchmessers bei den verdunkelten Trägern braucht auch nicht direct vom Lichtmangel abzuhängen, sondern ist durch das lebhafte Längenwachsthum correlativ bedingt.

Bei *Pilobolus* und *Coprinus stercorarius* erscheint das Licht als eine specielle Bedingung für den sporenbildenden Theil, während die Anfänge der Fruchtbildung durch die früher besprochenen Reizwirkungen der Luft und der chemischen Aenderung des Substrats ausgelöst werden. Bei gewissen *Coprinus*-Arten wie *nycthemerus* und *plicatilis* ferner *Sphaerobolus* wirkt (Brefeld, 89, p. 279 etc.) aber das Licht nothwendig auf die Entstehung der ersten Fruchtanfänge ein, was in geringerem Grade auch für *stercorarius* gilt. Nach 2 monatlichem Wachsthum von *Cop. nycthemerus* blieb das Mycelium im Dunkeln völlig steril; dem Lichte ausgesetzt, erzeugte es in 6 Tagen zahlreiche Fruchtanlagen. Die im Licht angelegten Früchte gelangen im Dunkeln bis zur normalen Hutreife. Bei diesen Pilzen muss das Licht allein jene Veränderungen des Nährsubstrates herbeiführen, die bei verwandten Arten, z. B. *lagopus*, durch den Stoffwechsel des Myceliums selbst bewirkt werden. Ob es möglich sein wird den Einfluss des Lichtes zu beseitigen, indem die Ernährung des Myceliums quantitativ und qualitativ in besonderer Weise geschieht, lässt sich theoretisch nicht entscheiden.

Die in verschiedenem Grade ausgebildete Abhängigkeit der Fortpflanzung vom Licht lehrt auch die Bedeutung des Heliotropismus vieler Fruchtträger verstehen; die Angaben darüber sind bei Zopf (90, p. 204) zusammengestellt. Bei den Mucorineen, *Mucor Mucedo*, *Pilobolus microsporus*, *Sporodinia grandis*, ebenso den

Coprinus-Arten sind die jungen Fruchtträger durch ihre Hinneigung zum einfallenden Licht ausgezeichnet; sie unterscheiden sich durch diese Eigenschaft bereits von den vegetativen Hyphen, wenn sie sonst ihnen noch völlig gleichen. Der gleichen Reizbarkeit kommt je nach den Pilzen eine verschiedene Bedeutung zu. Denn bei *Mucor* und *Sporodinia* streben die Fruchtträger jener optimalen Lichtintensität zu, die durch ihre Wirkung auf die Transpiration der Ausbildung der Sporangien befördert. Bei *Pilobolus microsporus*, *Coprinus*-Arten suchen sie jene Lichtstärke auf, die für die chemische Einwirkung auf den Stoffwechsel am günstigsten ist. Bei den Früchten von Ascomyceten wie *Ascobolus*, *Sordaria* etc. befördert das Licht das Ausstreuen der fertigen Sporen. Für alle diese Pilze existirt nach den früheren Bemerkungen ein Maximum der Lichtintensität, das dem Leben der Pilze ein Ziel setzt. Wahrscheinlich schützen sich die Pilze vor dieser Gefahr durch die Eigenschaft, sich bei einer Lichtintensität oberhalb des Optimums negativ heliotropisch zu krümmen. Den Nachweis dieses Verhaltens hat Oltmanns (97) zuerst für die Fruchtträger von *Phycomyces nitens* geführt.

Zusammenfassung.

In den vorhergehenden Capiteln ist die Bedeutung der verschiedenen äusseren Bedingungen für die Fortpflanzung näher erörtert worden. Ich will nun einen kurzen Rückblick darauf werfen, um vor Allem im Zusammenhang die Frage zu beantworten, inwieweit es heute möglich ist, die in der Einleitung berührte Unterscheidung der Bedingungen ihrem verschiedenartigen Werthe nach durchzuführen. Wenn man das äusserst ungleichartige Verhalten der zahlreichen Pilzformen betrachtet, erscheint es fast unmöglich, aus der Mannigfaltigkeit der Einzelerscheinungen allgemeine Regeln herauszulesen. Aber gewiss ist es des Versuches werth, wenn auch die Resultate nur als Wegzeigen für die spätere Forschung auf dem noch so unbekannten Gebiet dienen können.

Die wichtigste Frage bezieht sich auf die Art des den Fortpflanzungsprocess auslösenden, morphogenen Reizes. So verschiedenartig die einzelnen Pilzspecies sind, so hat sich doch eine sehr gleichartige Beziehung zu dem auslösenden Reiz herausgestellt. Gehen wir von einem vorher gut ernährten Mycelium aus, nehmen wir alle anderen Bedingungen in optimaler Wirksamkeit an, so sind es Aenderungen der Ernährung, die die Wirkung eines mor-

phogenen Reizes ausüben. Die Aenderung der Ernährung kann in den einfachen Fällen der Sporenbildung in einer Verringerung der für das Wachsthum günstigen Nährstoffe bestehen. Da aber eine solche Abnahme gewisser Nährstoffe zugleich eine qualitative Veränderung des Nährsubstrates einschliesst, umsomehr, da schliesslich auch Produkte des Stoffwechsels nach Aussen treten, so können neben quantitativen, auch qualitative Aenderungen des Nährbodens in Betracht kommen. Im Allgemeinen steht dem Organismus in der freien Natur, wie in den gewöhnlichen Kulturen, eine begrenzte Nahrungsmenge zur Verfügung. Nach einer gewissen Zeit, die von der Natur des Pilzes und den sonstigen äusseren Bedingungen abhängt, werden durch den Stoffwechsel des wachsenden Myceliums jene Aenderungen in der Beschaffenheit des Nährbodens herbeigeführt, die zur Fortpflanzung nöthigen. Bei den innerhalb einer Flüssigkeit oder in einem von Nährflüssigkeit durchtränkten Substrat fructificirenden Pilzen ist die Aenderung in der Ernährung der einzige morphogene Reiz. Für eine Anzahl solcher Pilze ist das Vorhandensein von flüssigem Wasser eine nothwendige Bedingung für die Wirkung des Reizes, während das Wachsthum auch in der Luft vor sich gehen kann. Dann erscheint das Wasser als eine specielle Bedingung für die Fortpflanzung.

Die Unterscheidung des morphogenen Reizes und der speciellen Bedingung ist für die Pilze, welche nur in der Luft fructificiren, vorläufig schwer durchzuführen, da der Wirkungsgrad der einzelnen Factoren des Luftlebens nicht abzuschätzen ist. Die wesentlichen Wirkungen des Luftlebens, gegenüber dem Leben im Wasser, beruhen nach meiner Ansicht gerade auf dem Mangel an flüssigem Wasser. Damit sind für den Pilz verschiedene Veränderungen verbunden, die für die verschiedenen Arten nicht immer den gleichen Werth haben. Als Hauptveränderung tritt hervor die Abgabe von Wasserdampf, die in feuchtgesättigter Atmosphäre auch durch eine local beschränkte Secretion von Flüssigkeitstropfen unterstützt werden kann. Zweitens ist mit dem Luftleben eine Veränderung des ganzen Stoffaustausches bedingt; denn wenn dieser in der Flüssigkeit an der ganzen Oberfläche der Hyphen erfolgen kann, geschieht er bei den Lufthyphen nur durch den schmalen Querschnitt an der Basis. Die Wirkung der Transpiration lässt sich in einigen Fällen sicher nachweisen, diejenige des veränderten Stoffaustausches ist bisher experimentell nicht geprüft worden.

Die Transpiration kann in einfachen Fällen, z. B. der Conidienbildung, als der morphogene Reiz angesehen werden, der den Reiz der Nahrungsveränderung ersetzt oder mit ihm sich combinirt. Bei anderen Fällen, namentlich den Früchten der höheren Pilze, wird doch die Veränderung der Ernährung im Substrat die wesentliche Rolle spielen; die Einwirkungen des Luftlebens, Transpiration, Aenderung des Stoffaustausches, werden vielleicht eher als specielle Bedingungen aufgefasst werden können. Denn das Mycelium kann in den weitaus meisten Fällen in einer Flüssigkeit leben.

Unter den anderen äusseren Bedingungen scheint nur noch das Licht für gewisse Fälle als morphogener Reiz in Betracht zu kommen; es gilt das für die wenigen Pilze, *Coprinus*-Arten und *Sphaerobolus*, bei denen bereits die erste Entstehung der Fruchtanfänge vom Licht abhängt. Für andere Arten erscheint das Licht mehr als specielle Bedingung für die Ausbildung des sporentragenden Theiles, während die erste Veranlassung in der Veränderung des Nährsubstrates liegt.

Sowohl die Einwirkung des Luftlebens wie die des Lichtes, erscheinen bei dem Vergleich der verschiedenartigen Pilze in den einen Fällen als morphogene Reize, in den anderen als specielle Bedingungen der Fortpflanzung. Daher wird es möglich sein, in manchen Fällen Uebergänge zu finden, in denen eine solche Scheidung überhaupt nicht zu treffen ist.

Den Reizen und speciellen Bedingungen gegenüber stehen die allgemeinen Bedingungen, die für den Fortpflanzungsprocess in ähnlichem Sinne nothwendig sind, wie für irgend eine andere Lebensfunction, besonders für das Wachsthum. Als solche allgemeinen Bedingungen wirken: die quantitative und qualitative Zusammensetzung des Nährbodens, sein Wassergehalt, der Sauerstoff, die Temperatur und zum Theil das Licht. Allen diesen Bedingungen ist gemeinsam, dass sie in weiten Grenzen schwanken können, ohne die durch irgend einen Reiz erregte Fortpflanzung in Frage zu stellen. Das Verhältniss dieser Lebensbedingungen zur Fortpflanzung wird von der Regel des Optimums beherrscht, die zuerst von Errera (78, 96, p. 20) in ihrer allgemeinen Fassung ausgesprochen worden ist, nachdem Sachs (60) ihre Geltung für die Temperatur durch grundlegende Versuche bewiesen hatte. Die Grenzen der Wirksamkeit der Lebensbedingungen sind durch das Minimum und Maximum gegeben. Wenn alle in optimalem Grade [illegible] Organismus beeinflussen, befindet er sich im höchsten Reizzustand,

in dem er auf den die Fortpflanzung auslösenden Reiz am schnellsten und intensivsten reagirt.

Auch hier wieder sind scharfe Trennungen nicht ausführbar; die speciellen und allgemeinen Bedingungen sind nicht principiell verschieden, sondern deuten nur verschiedene Wirkungsgrade an, deren Unterschiede sich vielfach verwischen. Wenn das Optimum einer allgemeinen Lebensbedingung einen beträchtlich andersartigen Werth für die Fortpflanzung als für das Wachsthum eines Pilzes erreicht, so nimmt sie mehr den Charakter einer speciellen Bedingung an. So muss bei manchen Arten für eine Fortpflanzung eine ganz besondere Qualität von Nährstoffen oder ein besonders hoher Sauerstoffdruck vorhanden sein, während dies nicht für das Wachsthum gilt. In solchen Fällen ist es dann mehr oder weniger willkürlich, wie man die Bedingung bezeichnen will. Schliesslich sind alle solche Eintheilungen nur Hülfsmittel, die im gegebenen Augenblick bekannten Thatsachen möglichst klar einzuordnen; sie müssen verändert werden, wenn neues Material an Thatsachen sich anhäuft. Doch das Ziel, die überhaupt wirksamen Bedingungen der Fortpflanzung in ihrer sicher verschiedenartigen Bedeutung zu erkennen, muss unter allen Umständen bestehen bleiben.

II. Das Verhältniss von Wachsthum und Fortpflanzung.

In den bisherigen Betrachtungen war der leitende Grundsatz, die Bedingungen zu erkennen, welche mittelbar oder unmittelbar bei der Entstehung und Ausbildung der Fortpflanzungsorgane thätig sind. Im gewöhnlichen Verlaufe des Lebens tritt die Fortpflanzung nach einer Zeit kräftigen Wachsthums ein, sie bedeutet dann die Höhe und oft den Abschluss der ganzen Entwickelung. In den Beziehungen zwischen Wachsthum und Fortpflanzung machen sich zwei entgegengesetzte Erscheinungen bemerkbar. Einerseits hat man den Eindruck, als sei das Wachsthum eine nothwendige Vorbedingung der Fortpflanzung, andererseits setzt diese eine Einschränkung des Wachsthums voraus. Diese auffallenden, anscheinend sich widersprechenden Beziehungen zweier Grundfunctionen des Lebens näher zu erforschen, gehört zu den anziehendsten Problemen der allgemeinen Biologie. Bevor ich darauf eingehe, muss ich noch einmal die Frage berühren, was

unter Wachsthum und Fortpflanzung zu verstehen ist. Streng genommen ist es unmöglich, Wachsthum zu definiren, da man nicht weiss, wann es anfängt sich von den Ernährungsprocessen zu trennen und wann es aufhört und durch Fortpflanzung ersetzt wird. Von einem ganz allgemeinen Standpunkt aus kann man jede Fortpflanzung als eine besondere Form des Wachsthums bezeichnen. Bei allen höheren Pilzen ist jede Fruchtbildung mit ausgesprochenen Wachsthumsvorgängen verbunden. Aber diese Erkenntniss darf nicht blind machen gegen die immer vorhandenen Unterschiede in den typischen Fällen; von diesen ausgehend, kann man zu klaren Definitionen kommen. Auf das Verhältniss von Ernährung und Wachsthum gehe ich nicht weiter ein. Ich verstehe in Folgendem unter Wachsthum stets das „dimensionale Wachsthum" (Roux 93, p. 434), d. h. die Volumenzunahme der vegetativen Theile, die sich bei den Pilzen hauptsächlich in dem Längenwachsthum der Hyphen und ihrer Verzweigung ausprägt, gleich, ob mehr oder weniger Zelltheilungen damit verbunden sind. Bei der Mehrzahl der Organismen unterscheiden sich die Bildungsprocesse der Fortpflanzung in formaler Hinsicht von dem Wachsthum der vegetativen Theile. Da demnach das Charakteristische in der besonderen formalen Gestaltung liegt, so wird diejenige Vermehrungsart, bei welcher beliebige vegetative Theile verwendet werden, auch nur als eine Form des vegetativen Wachsthums betrachtet: Die Vermehrung durch Sprossung bei den Hefepilzen, durch Spaltung bei den Bakterien oder durch irgend welche Stücke des Myceliums bei Fadenpilzen, ist daher nur als ein fortgesetztes vegetatives Wachsthum aufzufassen. Schon in der Einleitung wurde die Schwierigkeit der Unterscheidung bei jenen Pilzen betont, bei denen Uebergangsformen zwischen vegetativen Theilen und Fortpflanzungszellen vorliegen, wie z. B. in den Hefeconidien bei Ustilagineen etc.; für die weiteren Betrachtungen können sie vorläufig unberücksichtigt bleiben.

Der Gegensatz zwischen dem Wachsthum der vegetativen Theile und der Fortpflanzung ist eine schon mehrfach hervorgehobene Erscheinung, die besonders bei den Blüthenpflanzen besprochen worden ist. Besonders hat H. Spencer (77 II, Cap. 5, 6) auf den allgemein vorhandenen Gegensatz zwischen den beiden Functionen hingewiesen; aber seine Erörterungen passen hier nicht ganz hin, weil er die vegetative Vermehrung auch als Fortpflanzung bezeichnet. Die Thatsache, dass einzelne Pflanzen, z. B. gewisse

Wassergewächse zu Zeiten reichlich blühen, häufiger aber nur üppige vegetative Vermehrung aufweisen, hat zu zwei entgegengesetzten Anschauungen geführt. Nach der einen hat das starke vegetative Wachsthum die Blüthenbildung gehindert, nach der anderen ist dieser Process durch irgend welche anderen Umstände gehemmt worden, und deshalb tritt vegetative Vermehrung an seine Stelle. Schon Darwin (68, p. 232) hat bei der Besprechung der beiden Erklärungsversuche mehr Gewicht auf den zweiten gelegt, ohne den ersteren ganz auszuschliessen. Möbius (97, p. 137) hat dann mit Nachdruck betont und durch Thatsachen gestützt, dass sicher in vielen Fällen die Hemmung der Blüthenbildung durch äussere Einflüsse zu einer rein vegetativen Vermehrung zwingt. Bei den Wasserpflanzen aber legt Goebel (93, p. 371) mit Recht der üppigen vegetativen Vermehrung die Hauptschuld an der Verhinderung der Blüthenbildung bei (vergl. auch Schenck 86, p. 106). Eine Entscheidung in dieser Frage ist desshalb so schwierig, weil die eigentlichen Bedingungen der Blüthenbildung noch so wenig bekannt sind. Da die Kenntniss der Bedingungen für die Fortpflanzung bei den niederen Organismen relativ weiter vorgedrungen ist, das Problem für sie in gleicher Weise gilt, wie für die höheren, so ist der Versuch erlaubt, das Verhältniss von Wachsthum und Fortpflanzung neu zu beleuchten. Ich will meine Ansichten in vier Sätzen formuliren, deren Fassung etwas dogmatisch erscheint. Aber in den folgenden Erörterungen, die den Inhalt der Sätze beweisen sollen, wird schon die Gelegenheit sich bieten, die nöthigen Einschränkungen zu machen.

Satz I.

Wachsthum und Fortpflanzung sind Lebensprocesse, die bei allen Organismen auf verschiedenen Bedingungen beruhen; bei den niederen Organismen entscheiden wesentlich äussere Bedingungen, ob Wachsthum oder Fortpflanzung stattfindet.

Satz II.

So lange die für das Wachsthum der niederen Organismen charakteristischen äusseren Bedingungen vorhanden sind, tritt Fortpflanzung nicht ein. Die für diesen Process günstigen Bedingungen sind stets für das Wachsthum mehr oder weniger ungünstig.

Satz III.

Wachsthum und Fortpflanzung unterscheiden sich auch dadurch, dass die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen, Temperatur, Sauerstoff etc. für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für das Wachsthum. Desshalb kann Wachsthum noch stattfinden, wenn die Fortpflanzung durch eine zu starke oder zu schwache Wirkung einer der Bedingungen gehemmt ist.

Satz IV.

Wachsthum erscheint meist als eine Vorstufe für den Eintritt der Fortpflanzung und damit als eine innere Bedingung für diese. Bis zu einem gewissen Grad ist nicht direct das Wachsthum, sondern die damit verknüpfte längere Ernährungszeit entscheidend.

Im Folgenden sollen die vier Sätze nacheinander näher besprochen werden.

Satz I.

Wachsthum und Fortpflanzung sind Lebensprocesse, die bei allen Organismen auf verschiedenen Bedingungen beruhen; bei den niederen Organismen entscheiden wesentlich äussere Bedingungen, ob Wachsthum oder Fortpflanzung stattfindet.

Dieser Satz ist ursprünglich auf inductivem Wege gewonnen worden; er ist eine Folgerung aus den Resultaten der Experimente über die Bedingungen von Wachsthum und Fortpflanzung. In seinem ersten Theil enthält der Satz aber etwas Selbstverständliches, das eines Beweises gar nicht bedarf, weil es eine einfache Folgerung aus dem Causalitätsprincip ist. Wenn irgend ein Organismus vom Wachsthum zur Fortpflanzung übergeht, so muss diese Aenderung in seinem Leben nothwendig auf Aenderungen der Lebensbedingungen zurückzuführen sein, gleich, ob der Wechsel von Aussen angeregt wird oder die Folge einer inneren Entwickelung ist. In dem zweiten Theil des Satzes steckt eine Behauptung, die nur inductiv beweisbar ist und auch nur für die niederen Organismen zunächst aufgestellt ist. Sowohl in den vorhergehenden wie nachfolgenden Capiteln findet sich das nöthige Material von Thatsachen, auf das die Behauptung sich stützt. Aber nur ausgedehnte neue Untersuchungen können für die einzelnen Fälle die Gültigkeit der Ansicht beweisen.

Für die einfachsten Organismen, die überhaupt keine Fortpflanzung, sondern nur eine vegetative Vermehrung besitzen und die daher hier ausser Acht fallen, gilt aber im Grunde ein gleiches Problem. Wenn Organismen wie manche Bakterien, Oscillarien, *Hormidium*-Arten in einzelne Zellen oder kurze Fadenstücke zerfallen, so müssen für diesen Spaltungsprocess besondere Bedingungen maassgebend sein, die ihn unterscheiden von der vorhergehenden Theilung resp. dem Wachsthum. Unzweifelhaft spielen dabei auch äussere Bedingungen eine wesentliche Rolle. Wie ich bei *Hormidium* (Klebs 96, p. 329) nachgewiesen habe, hängt die Spaltung des Algenfadens von der chemischen Zusammensetzung des Nährmediums ab, genau in dem gleichen Sinne wie es für die Spaltung von *Oidium lactis* u. a. gilt. Sehr wahrscheinlich werden ebenso bei den Bakterien, Oscillarien äussere Bedingungen die Spaltung oder bei gewissen Pilzen die Hefesprossung veranlassen. Genaue Untersuchungen liegen darüber bisher nicht vor.

Satz II.

So lange die für das Wachsthum der niederen Organismen charakteristischen äusseren Bedingungen vorhanden sind, tritt Fortpflanzung nicht ein. Die für diesen Process günstigen Bedingungen sind stets für das Wachsthum mehr oder weniger ungünstig.

Dieser Satz erscheint als eine nothwendige, rein theoretische Folgerung des ersten Satzes. Denn bei gleichmässigem Walten der für das Wachsthum günstigen Bedingungen können garnicht jene Aenderungen eintreten, die zur Fortpflanzung führen. Aber eben die Fortdauer der Wachsthumsbedingungen erscheint wie eine unbegründete, ja paradoxe Annahme. Wenn man die höheren Thiere in's Auge fasst, so werden gemäss ihrer inneren Organisation im Laufe der Entwickelung bestimmte Veränderungen eingeleitet, die dem Wachsthum Einhalt gebieten und ziemlich gleichzeitig die Reife der Fortpflanzungsorgane herbeiführen. Die Fortpflanzung erscheint als ein nothwendiges Product der inneren Entwickelung; wir haben bei der völligen Unkenntniss der näheren Wachsthumsbedingungen gar keinen Anhaltspunkt, die Frage zu untersuchen. Ganz anders liegt das Problem bei den Pflanzen und besonders den niederen Organismen, deren Wachsthumsbedingungen einigermassen bekannt sind, weil sie der Aussenwelt angehören. Hier kann man die Frage stellen: Was thut der Organismus, wenn man

beständig für günstige Bedingungen seines Wachsthums sorgt? Mein Satz behauptet, dass er unter solchen Umständen sich nicht fortzupflanzen vermag. Die Gültigkeit dieses Satzes muss erst experimentell bewiesen werden; er widerspricht herrschenden Anschauungen, und es besteht überdies die Möglichkeit, dass auch bei niederen Organismen die Fortpflanzung eine nothwendige Folge einer inneren Entwickelung ist. Für diese Möglichkeit kommen solche Organismen in Betracht, die ähnlich wie die höheren Thiere ein relativ eng begrenztes Wachsthum zeigen. Ich komme auf sie weiter unten zurück.

Der Beweis für die Richtigkeit des Satzes lässt sich am besten bei solchen Organismen führen, deren Kulturbedingungen gut bekannt sind. Für *Saprolegnia mixta* ist der Versuch streng durchgeführt worden für ständige Erneuerung der Nahrung unter sonst günstigen Bedingungen zu sorgen. Das Mycelium wächst seit 2 $^1/_2$ Jahren ununterbrochen fort, ohne jemals Fortpflanzung zu zeigen, die bei abgetrennten Theilen stets in wenigen Tagen zu veranlassen ist. Es erscheint einfach unmöglich, dass die Fortpflanzung bei Fortdauer der Wachsthumsbedingungen eintreten sollte. In viel grösserem Maassstabe ist der Versuch mit der Kulturhefe angestellt worden, die seit Jahrhunderten nur auf vegetativem Wege vermehrt wird und nur unter besonderen Umständen zur Sporenbildung genöthigt werden kann. Für eine ganze Anzahl niederer Organismen lässt sich das gleiche Verhalten ohne Schwierigkeit nachweisen, so für die sporenbildenden Bakterien (Buchner, Schreiber s. p. 96), ferner für *Ascoidea rubescens*, den einfachen Ascomyceten, den ich monatelang in Form des sterilen Myceliums bei üppiger Ernährung kultivirt habe. Ich erinnere an das früher beschriebene Verhalten des Plasmodiums von *Didymium difforme*. Seit Juni 1898 bis November 1899 wurde ein solches Plasmodium ununterbrochen durch Ueberimpfung auf frischen Nährboden im Wachsthum erhalten, während die Fruchtbildung in wenigen Tagen herbeigeführt werden kann. Seit October kultivire ich in gleicher Weise ein Plasmodium von *Didymium effusum*. Es ist mit der grössesten Sicherheit vorauszusagen, dass eine Fruchtbildung von selbst auf solchen für das Wachsthum günstigen Substraten nie eintreten kann.

Die praktische Durchführung des Beweises ist in anderen Fällen mit grossen Schwierigkeiten verknüpft; das bezieht sich besonders auf solche Pilze, die durch die Einwirkung des Luft-

lebens sehr schnell zur Fortpflanzung angeregt werden. *Mucor racemosus*, *Penicillium glaucum* bloss in Form sterilen Myceliums zu erhalten gelingt nur dann sehr leicht, wenn man neben günstigen Ernährungsbedingungen zugleich den für die Conidienbildung nothwendigen Einfluss der Luft ausschliesst. Diese Hemmungserscheinungen sollen aber hier nicht berücksichtigt werden. Selbstverständlich bedeuten solche in der Luft rasch sporenbildenden Pilze keinen Einwand gegen die Gültigkeit des Satzes. Bei den höheren Pilzen lässt sich wieder leichter der Nachweis führen, dass bei Erhaltung günstiger Wachsthumsbedingungen keine Fortpflanzung eintritt. *Coprinus ephemerus* habe ich monatelang im Licht nur in Form des Myceliums wachsen lassen, und dabei kann Luftmycelium ruhig gebildet werden, es schreitet aber immer erst bei den für die Fortpflanzung nöthigen Aenderungen der Ernährung zur Fruchtbildung. Sowie man überhaupt die Wachsthumsbedingungen irgend eines Fadenpilzes völlig in der Hand hat, wird sich auch stets die Richtigkeit des Satzes herausstellen.

Der Satz gilt nach meinen Erfahrungen ebenso für die grünen niederen Organismen, wenn auch hier wieder der Versuch, lange Zeit hindurch für constant günstige Wachsthumsbedingungen zu sorgen, sehr schwer gelingt. Denn eine der wesentlichen Bedingungen, das Licht, lässt sich in der für das Wachsthum optimalen Intensität kaum für sehr lange Zeit verwirklichen. Doch habe ich z. B. für eine *Chlamydomonas*-Art sicher nachweisen können, dass sie sich lange Zeit nur durch vegetative Theilung bei günstigen Wachsthumsbedingungen vermehrt. Ueberall in der freien Natur bei Desmidiaceen, *Spirogyra*, *Vaucheria* u. a. beobachtet man unter den gleichmässigen, dem Wachsthum förderlichen Bedingungen des strömenden Wassers der Bäche das üppigste vegetative Wachsthum ohne Fortpflanzung. Weil bei manchen solcher Algen z. B. *Vaucheria repens*, *Oedogonium* schon sehr kleine Aenderungen, wie meine Experimente beweisen, die Zoosporenbildung erregen, so ist nicht jede Fortpflanzung bei diesen Algen unter den genannten Umständen ausgeschlossen. Bei den Algen, die wesentlich nur geschlechtliche Fortpflanzung besitzen, z. B. *Vaucheria geminata*, lässt sich der strengste Beweis führen, dass sie unter den für das Wachsthum optimalen Bedingungen völlig steril bleiben (Klebs 96, p. 125). In jedem Augenblick kann man durch Aenderung der Bedingungen die Fortpflanzung herbeiführen.

Von dem neugewonnenen Standpunkte aus erscheinen nun diejenigen niederen Organismen besonders merkwürdig, welche anscheinend eine Ausnahme darstellen. Nach den heute herrschenden Anschauungen gehören zu diesen Ausnahmen die Diatomeen. Die Zellen, deren verkieselte Zellwand aus zwei in einander geschachtelten Hälften besteht, können nicht in der Richtung der Achse, die man häufig als Längsachse bezeichnet, wachsen und verkleinern sich nothwendig mit der Anzahl der Theilungen bis zu einem gewissen Minimum. Der Process der Auxosporenbildung stellt dann wieder die ursprüngliche Maximalgrösse her; er erscheint als nothwendige Folge der inneren Organisation nach einer mathematisch bestimmbaren Zahl von Theilungen ohne wesentliche Mitwirkung äusserer Bedingungen. Ich habe schon an anderer Stelle (Klebs 99, p. 216) die Frage gestellt, ob nicht doch unter Umständen ein Längenwachsthum möglich ist und ob nicht auch die Auxosporenbildung wesentlich durch äussere Bedingungen erregt wird. Bisher fehlt die eingehende Erforschung aller Lebensbedingungen der Diatomeen. In seiner neuesten interessanten Arbeit, die auch in dieser Hinsicht neue Beobachtungen bringt, unterscheidet Karsten (99, p. 191) das Verhalten der Diatomeen mit geschlechtlicher und mit ungeschlechtlicher Auxosporenbildung. Nach den Erfahrungen Karstens scheint die sexuelle Auxosporenbildung „kaum jemals oder jedenfalls nur äusserst selten durch den Zwang der übermässigen Zellverkleinerung veranlasst zu werden. Es sind hier vielmehr äussere Factoren, im Wesentlichen Licht, Temperatur und Ernährungsmodificationen, welche die Verbindung zweier Zellen zur Bildung von Auxosporen herbeiführen". Dagegen kann die asexuelle Auxosporenbildung wesentlich auf die vorausgegangene Verkleinerung der Zellen zurückgeführt werden. So würden also nur diese Diatomeen eine Fortpflanzung besitzen, die rein auf inneren Factoren beruht. Doch der eigentliche Beweis ist dafür noch nicht geliefert. Er würde darin bestehen, nach Erkenntniss aller Wachsthumsbedingungen diese beständig in optimalem Wirkungsgrade zu erhalten und zu beobachten was die Diatomeen machen. Die Kulturen von Diatomeen auf künstlichen Substraten, die Miquel (92) angestellt hat und bei denen er regelmässig Auxosporenbildung beobachtet hat, sind nicht beweiskräftig, weil Miquel nicht daran gedacht hat, dass das Substrat durch die Diatomeen selbst verändert wird. Eine Constanz der günstigen Wachsthumsbedingungen ist in diesen Versuchen gar nicht angestrebt worden.

Ich wage die Vermuthung, dass die Diatomeen bei einer solchen Constanz keine Auxosporen zu bilden vermögen. Dagegen müssten sie, wenn thatsächlich ein Längenwachsthum der vegetativen Zellen unmöglich ist, schliesslich zu Grunde gehen. Der entscheidende Grund für den Tod würde dann in dem specifischen Charakter der Zellen liegen, nur ein sehr eng begrenztes Wachsthum zu besitzen.

Es giebt auch andere niedere Organismen, die sich durch ein begrenztes Wachsthum auszeichnen, die nicht einmal die Fähigkeit haben, sich auf vegetativem Wege zu vermehren. Hierzu gehören die von A. Fischer (92, p. 15) als Myxochytridien zusammengefassten Organismen ohne Mycelium, ferner eine Anzahl Algen, wie *Hydrodictyon*, *Endosphaera* etc. Bei keinem dieser niedersten Pilze sind die Lebensbedingungen auch nur einigermaassen bekannt. Unter den Algen ist nur *Hydrodictyon* näher untersucht worden. Aber auch bei diesem Organismus gelang es nicht für lange Zeit die Wachsthumsbedingungen optimal zu gestalten und solche Aenderungen auszuschliessen, die zur Zoosporenbildung führen, ohne Anwendung specifisch hemmender Bedingungen. Deshalb weiss man nicht, was die Zelle von *Hydrodictyon* thun wird, wenn die Aussenwelt nur Wachsthum gestatten würde. Aller Wahrscheinlichkeit nach existirt für eine solche Zelle eine Maximalgrösse, die nicht überschritten werden kann. Da nun die Fortpflanzung, wie meine Versuche zeigen, nur bei bestimmten Aenderungen der Aussenwelt eintritt, muss bei dem Mangel dieser der Tod erfolgen. Bei den sich stark verlängernden Zellen nimmt der plasmatische Wandbeleg im Verhältniss zur Zellwand und zum Zellsaft allmählich ab; die langen Zellen können deshalb eine andere Beschaffenheit besitzen als die kleinen, und die Steigerung dieser Veränderungen könnte schliesslich eine Hemmung des Wachsthums, schliesslich den Tod herbeiführen. Ganz ausgeschlossen ist es allerdings nicht, dass diese Hemmung des Wachsthums vielleicht doch die Zoosporenbildung auslöst, aber das müsste erst bewiesen werden. Für die niedrig stehenden Organismen mit begrenztem Wachsthum kann der Satz, nach welchem bei günstigen Wachsthumsbedingungen eine Fortpflanzung nicht möglich ist, noch durchaus gültig sein. Jedoch eine Folge des Mangels an Fortpflanzung ist wahrscheinlich der Tod, und zwar aus inneren Gründen, selbst bei günstigen Ernährungs- und Wachsthumsbedingungen. Die Mehrzahl der Algen und Pilze ist bei dem Ausbleiben der Fortpflanzung vor dem Untergange geschützt,

weil sie ruhig und unbegrenzt fortwachsen können. Allerdings muss man sich auch bei diesen Organismen die Frage stellen: Kann das Wachsthum unbegrenzt weiter gehen, oder tritt nicht doch allmählich eine innere Abnutzung ein, die zum Tode führt? Die Frage lässt sich im positiven Sinne nie sicher beantworten, weil die Zeit der Versuche stets eine begrenzte ist. Nach den vorhergehenden Bemerkungen sind eine ganze Reihe von Pilzen lange Zeit ohne jeden Schaden nur auf vegetativem Wege vermehrt worden. Bei dem Hefepilze ist dies seit Jahrhunderten geschehen. Zur Ergänzung führe ich noch die Resultate solcher Versuche an, bei denen ein Organismus durch besondere Hemmung der Fortpflanzung zu fortgehendem Wachsthum genöthigt worden ist. So habe ich von *Vaucheria repens* Kulturen in anorganischer Nährlösung und relativ geringer Lichtintensität während 5 Jahren in ununterbrochenem Wachsthum erhalten (Klebs 96, p. 97). Für die höheren Pflanzen ist die gleiche Frage mehrfach besprochen worden; ich verweise auf die ausführlichen Erörterungen von Möbius (97, Cap. 2) hin. Jedenfalls lehren die Erfahrungen an Kulturpflanzen, die seit Jahrhunderten nur auf vegetativem Wege vermehrt worden sind, dass an der Fähigkeit gewisser Organismen, unbegrenzte Zeit ohne Nachtheil fortzuwachsen, nicht gezweifelt werden kann. Diese Fähigkeit braucht aber nicht allen Organismen zuzukommen; nur muss der Nachweis verlangt werden, dass bei optimal günstigen Wachsthumsbedingungen der Tod wirklich eintritt. Die einzige, auf Versuche sich gründende Beobachtung, die für ein solches Absterben spricht, findet sich in der sehr wichtigen Arbeit von Maupas (88), in der er die Bedingungen der Conjugation von Infusorien behandelt. Ich will um so lieber auf diese Organismen an dieser Stelle eingehen, da für sie die Ansicht verbreitet ist, dass die Conjugation wesentlich auf inneren Gründen beruht.

Bütschli (vergl. seine Darstellung der Protozoen III, p. 1602, 1632), der als einer der ersten die richtige Erkenntniss des Conjugationsvorganges anbahnte, vertritt gerade die Ansicht, dass für ihn innere Bedingungen in Frage kommen. Die Neigung zur Conjugation soll sich bei den Infusorien einstellen, nachdem die Nachkommen eines Conjugationspaares eine gewisse Anzahl Theilungen erfahren haben, durch die ihre Lebensenergie geschwächt worden ist (Bütschli 76, p. 421). Das Sinken der Lebensenergie zeigt sich nach Bütschli in der allmählichen Ab-

nahme der Theilungsfähigkeit, die erst durch die Conjugation wieder in optimalem Grade erlangt wird. Dadurch zeigt sich die lebenverjüngende Kraft des Fortpflanzungsprocesses. Aus den ausgedehnten Untersuchungen von Maupas, die auch durch R. Hertwig (89) bestätigt worden sind, geht aber hervor, dass die Infusorien sich im Princip gleich den Algen und Pilzen verhalten. Niemals tritt nach Maupas eine Conjugation ein, so lange die Zellen unter günstigen Wachsthumsbedingungen leben. Die Theilungsfähigkeit der Infusorien ist weder vor der Conjugation herabgesetzt, noch durch diese erhöht. R. Hertwig beobachtete im Gegentheil, dass kurz vor der Conjugation die Theilung besonders energisch ist, was mit dem Verhalten mancher Algen übereinstimmt, die kurz vor dem Geschlechtsprocess lebhafte Theilung bei geringem Wachsthum zeigen. Die Infusorien müssen ebenso wie die Algen und Pilze, um zur Conjugation gereizt zu werden, sich in dem richtigen Reizzustand befinden, der nur bei optimaler Ernährung zu erreichen ist. Das Reizmittel selbst ist nach Maupas der Nahrungsmangel in der Umgebung genau wie bei vielen Algen und Pilzen. Auch R. Hertwig ist bei seinen Versuchen zu dem gleichen Ergebniss gekommen. Ich selbst habe *Paramaecium Aurelia*, von einem Exemplar ausgehend, in grossem Maassstabe (grossen bei schwacher Vergrösserung controllirbaren Gefässen) kultivirt. Die einzige Möglichkeit, Conjugation zu erhalten, bestand darin, Exemplare aus der Nährkultur in reines Wasser zu versetzen. Aber sowohl bei *Paramaecium* wie bei anderen Infusorien gelingen die Versuche durchaus nicht sicher. Daraus folgt nicht, dass irgend welche innere Verhältnisse dabei eine Rolle spielen; vielmehr erkennt man nur, dass man nicht im Stande ist, alle äusseren Lebensbedingungen in optimalem Wirkungsgrade herzustellen. Wir wissen sehr wenig über den Einfluss der festen Nahrung, der Beschaffenheit des flüssigen Mediums, des Sauerstoffgehaltes etc.; wir kennen weder die günstigen, noch die hemmenden Wirkungsgrade aller dieser Factoren. Bütschli (76, p. 270) beruft sich auf einige Versuche mit *Paramaecium putrinum*, deren Richtigkeit neuerdings von Joukowsky (98) bestätigt worden ist. Ein Exemplar dieser Species, das eben aus einer Conjugation hervorgegangen war, wurde isolirt; schon nach 5 Tagen, als die Zahl der Theilsprösslinge über 200 gestiegen war, trat schon wieder Conjugation ein. Die Annahme, dass so wenige Theilungen bereits eine Abschwächung der Lebens-

energie herbeiführen sollten, die nur durch Conjugation aufgehoben werde, ist nach allen meinen Erfahrungen bei niederen Organismen im höchsten Grade unwahrscheinlich. Die Versuche Bütschli's und Joukowsky's können nach der Art ihrer Anstellung geradezu als Gegenbeweis angeführt werden. In einer kleinen Flüssigkeitsmenge fanden die Theilungen statt, so dass schliesslich 200 Exemplare sich in ihr aufhielten. Dadurch muss unter allen Umständen eine Aenderung in den Ernährungsbedingungen herbeigeführt worden sein; sie hat die frühzeitige Conjugation veranlasst. Wenn die genannten Forscher die Infusorien nach der 2. oder 3. Theilung isolirt und ihnen frische Nahrung in neuer Flüssigkeit dargeboten hätten, so würde keine Conjugation eingetreten sein.

Nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse folgen die Infusorien den in Satz I und II ausgedrückten Regeln, wie die bisher genauer geprüften Algen und Pilze. Unabhängig davon ist die vorhin berührte Frage, ob bei fortgesetzter Theilung und Verhinderung der Conjugation unter günstigen Wachsthumsbedingungen der Tod eintreten muss oder nicht. Maupas beantwortet nach seinen Versuchen die Frage mit ja. Er ging von einem Exemplar aus und kultivirte seine Nachkommen unter anscheinend günstigen Ernährungsbedingungen in wenig Flüssigkeit auf dem Deckglas in einer feuchten Kammer. Nachdem das Exemplar sich durch Theilung bis auf mehrere hundert (bis 900) Zellen vermehrt hatte, deren Zahl festgestellt wurde, isolirte Maupas davon wieder ein Exemplar und kultivirte es in gleicher Weise weiter. Bei der fortgestzten Vermehrung durch Theilung zeigten sich allmählich Degenerations-Erscheinungen, die schliesslich zum Tode führten. Bei *Stylonichia Mytilus* trat der Tod nach der 319., bei *Leucophrys patula* nach der 660. Theilungsgeneration ein. Auf die Zahl der Generationen wird man zunächst kein grosses Gewicht legen dürfen, da eine genaue Feststellung der Zahl der beweglichen Zellen in einem kleinen Tropfen äusserst schwierig ist, und jedenfalls zufällige Umstände während der langen Dauer des Versuches mitwirken müssen. Aber darauf kommt es nicht wesentlich an, wenn nur die aus den Thatsachen gezogene Folgerung von Maupas berechtigt wäre. Nach meiner Ansicht nöthigt aber die Art der Versuchsanstellung zu einer anderen Erklärung. Ein Nährmedium in Gestalt eines kleinen Tropfens, in dem hunderte von fressenden, athmenden Infusorien sich aufhalten, kann unmöglich optimal günstige Bedingungen für Ernährung und Wachsthum

darbieten. In ganz kurzer Zeit müssen in einem solchen Tropfen durch den Stoffwechsel ungünstige Bedingungen hergestellt sein; schädliche Stoffwechselproducte müssen sich angesammelt haben, namentlich, da beständig Bakterien neben den Infusorien thätig gewesen sind. Die Erfahrungen mit Bakterien und Pilzen lehren, wie das ungünstig veränderte Nährmedium langsam den Organismus schwächt. Ich erinnere an meine Bemerkungen über *Saprolegnia* (s. p. 111), die in Gelatine kultivirt, ausgezeichnet wächst, trotzdem sehr bald in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit beeinträchtigt wird und schliesslich darin absterben muss. Durch das Versetzen eines schwach geschädigten Exemplars in ein frisches Nährmedium wird wohl momentan der schädliche Einfluss etwas beseitigt, aber er steigert sich bald wieder, da die gleichen ungünstigen Bedingungen rasch wieder geschaffen werden. Es ist daher sehr begreiflich, dass Infusorien, die an und für sich schon äusserst empfindlich sind, allmählich so geschwächt werden, dass sie absterben. Jedenfalls können die Versuche von Maupas nicht als Beweis dafür angesehen werden, dass fortgesetzte Theilung bei günstigen Ernährungsbedingungen den Tod herbeiführt. Aber die Möglichkeit eines solchen Todes aus inneren Gründen ist im Hinblick auf das Verhältniss bei Diatomeen durchaus zuzugeben.

Im Allgemeinen haben die vorhergehenden Erörterungen die Gültigkeit des Satzes, dass bei günstigsten Wachsthumsbedingungen keine Fortpflanzung eintritt, bestätigt; er würde auch seine Bedeutung trotz einzelner Ausnahmen behalten. Der Satz schliesst noch eine weitere Folgerung in sich: der Eintritt der Fortpflanzung hängt von Bedingungen ab, die für das Wachsthum nicht günstig sind. Wenn man die für das Wachsthum geeigneten Bedingungen als die normalen bezeichnet, so kann man der oft ausgesprochenen Meinung beistimmen, nach der ungünstige Umstände die Fortpflanzung herbeiführen. Ohne diese bestimmte Beziehung zum Wachsthum ist die Meinung unklar und zweideutig, da die Fortpflanzung stets die für sich günstigen Umstände erfordert.

Da unsere Einsicht in das innere Getriebe der Zellen höchst fragmentarisch ist, so wäre es ein vergebliches Bemühen, das nähere Verhältniss der Wachsthums- und Fortpflanzungsprocesse zu ergründen. Nur einiges wenige mag darüber bemerkt werden. Am engsten scheint der Zusammenhang in den einfachen Fällen zu sein, z. B. der Zoosporenbildung von *Vaucheria*, *Saprolegnia*, wo das wachsende Ende eines Fadens sich in Folge des äusseren

Reizes in ein Sporangium umwandelt. Hier hat man den Eindruck, als wenn der Reiz direct die Hemmung des Wachsthums veranlasse, diese dann ihrerseits die Sporangienbildung auslöse. Aber dieser Eindruck kann sehr trügerisch sein. Wahrscheinlich bewirkt ein äusserer Reiz wie der Nahrungsmangel bei *Saprolegnia* eine bestimmte Veränderung — nehmen wir einmal an eine Aenderung des osmotischen Druckes; diese zieht weitere Veränderungen nach sich, die zu bestimmten Stoffwechselprocessen führen, welche die Fortpflanzung einleiten und durch die Beschlagnahme der plastischen Nährsubstanzen gleichzeitig das Wachsthum hemmen. Die Hemmung des Wachsthums wäre darnach eine indirecte Folge der durch den specifischen Fortpflanzungsreiz veranlassten Veränderung. Für diese Ansicht spricht die Thatsache, dass nicht jede beliebige Wachsthumshemmung den betreffenden Fortpflanzungsprocess auslöst, ferner, dass bei dem gleichen Pilz für jede Fortpflanzungsart eine specifisch wirksame Auslösung nöthig ist, mit der die Wachsthumshemmung verbunden ist. An und für sich kann unter den Bedingungen, die die Fortpflanzung einleiten, stets Wachsthum stattfinden; das erkennt man sogleich, wenn man bei Fortwirken des Reizes dennoch den Fortpflanzungsprocess durch irgend ein Mittel, hohe oder niedere Temperatur u. dergl. verhindert. Dann geht das Wachsthum ruhig weiter, weil ihm die vorhandenen plastischen Nährstoffe zur Verfügung stehen. Das Wachsthum geht auch fort, wenn die Menge der plastischen Stoffe unter das für die Fortpflanzung nöthige Minimum gesunken ist. Dies kann nach der Bildung des Sporangiums eintreten, weil dafür grosse Mengen von Stoffen aus der ganzen Hyphe herausgezogen sind. Daher wird die Hyphe trotz des fortdauernden Reizes nicht sofort zur Bildung eines neuen Sporangiums schreiten, sondern erst etwas wachsen, bis wieder genügende Nährstoffe sich angesammelt haben. So erkläre ich mir den periodischen Wechsel von Sporangienbildung und etwas Längenwachsthum, der vielfach bei *Saprolegnia* und anderen Pilzen und Algen zu beobachten ist.

Je nach den Einzelfällen ist der Grad der Wachsthumshemmung, die durch den Fortpflanzungsprocess herbeigeführt wird, sehr verschieden. Bei den von A. Fischer (92, p. 9) als holocarpisch bezeichneten niederen Organismen wird der ganze Vegetationskörper bei der Fruchtbildung verbraucht; das vegetative Wachsthum ist mit dem Moment beendet, wo die ersten Bildungsprocesse der Frucht eingreifen. Bei den eucarpischen Organismen bleibt

dagegen ein Theil des Vegetationskörpers übrig und kann sich seinerseits verschieden verhalten. In seltenen Fällen, wie bei einfachen Chytrideen, stirbt der Myceltheil bei jeder Fortpflanzung ab; wenn man einmal die Kultur dieser Arten beherrschen wird, wird man das Absterben jedenfalls vermeiden können. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Pilze hat das Mycelium sicher die Fähigkeit hintereinander zahlreiche Fortpflanzungsorgane zu erzeugen. Zwei Umstände kommen dabei in Betracht, einmal die Quantität organischer Substanz, die für die Ausbildung des Organs in Anspruch genommen wird, zweitens diejenige Nahrungsmenge, die dem Mycelium in seinem Nährmedium zur Verfügung steht. Jeder Fortpflanzungsprocess wird durch eine Veränderung eingeleitet, die gleichzeitig das Wachsthum hemmt. Wenn dann der Process begonnen hat, so bedingt er seinerseits ein Zuströmen der Nahrung aus seiner ganzen Umgebung und übt dadurch auch eine Rückwirkung auf das Wachsthum anderer Theile des Myceliums aus. Um so stärker geschieht es, je grösser das Fortpflanzungsorgan, je complicirter sein Bildungsprocess ist im Verhältniss zur Ausbreitung des Myceliums. Ist die Nahrung im Substrat für das Mycelium in begrenzter Menge vorhanden, so kann die Fortpflanzung in kurzer Zeit den Tod des Myceliums herbeiführen, wenn es nicht im Stande ist irgend welche Paulosporen zu erzeugen. Bei grosser Nahrungsmenge kann das Mycelium an der Peripherie weiter wachsen, während es an seinen älteren Theilen Fortpflanzungsorgane erzeugt. Nun spielen alle anderen äusseren Bedingungen nach den früheren Darlegungen mit, das Verhältniss von Mycelwachsthum und Fruchtbildung zu regeln. In der freien Natur, wo diese äusseren Bedingungen periodisch sich ändern, beobachtet man daher vielfach das periodische Auftreten von Pilzfrüchten zu gewissen Zeiten des Jahres. Aus inneren Gründen fructificiren weder Algen noch Pilze zu bestimmten Jahreszeiten; die Beobachtungen in der freien Natur können das wenigstens nie beweisen. Sowie man die Kulturbedingungen eines solchen Organismus in der Hand hat, lässt er sich auch jederzeit zum Wachsthum oder zur Fortpflanzung zwingen. Daran wird nichts geändert, wenn Sporen oder auch vegetative Theile wie Sclerotien nach der Ablösung noch nicht so fertig ausgebildet sind, um sich gleich weiter zu entwickeln. Das Stadium der Ruhe oder der inneren Ausreifung wird sich übrigens durch bestimmte Einwirkungen äusserer Einflüsse vielfach sehr abkürzen lassen, ähnlich wie bei *Saprolegnia* (Klebs 99, p. 129).

Bei den Früchten der höheren Pilze, Ascomyceten und Basidiomyceten erscheint das Verhältniss von Wachsthum und Fortpflanzung insofern noch verwickelter als mit der Ausbildung der Frucht selbst ein lebhaftes Wachsthum verbunden sein kann. Die junge Frucht entsteht in Folge eines Reizes, der zwar das Mycelwachsthum in geringerem oder stärkerem Grade beschränkt, der aber dann eine andere Art des Wachsthums erregt, das man als das generative bezeichnen kann. In der ersten Zeit findet eine lebhafte Verzweigung statt, es beginnt dann die Gewebedifferenzirung und zugleich eine lebhafte Aufspeicherung plastischer Nährstoffe, die für das letzte Streckungsstadium und die Ausbildung der Sporen verbraucht werden. Aber die Reizhemmung, die durch die Veränderung im Nährsubstrat bei der ersten Entstehung der Fruchtanlage ausgeübt worden ist, muss beständig während der Ausbildung thätig sein; denn nur sie bedingt den charakteristischen Stoffwechsel, der alle vom übrigen Mycelium aufgenommenen und der Frucht zugeführten Substanzen in der Weise verändert, wie es für das generative Wachsthum im Gegensatz zum vegetativen nöthig ist. Wenn man die junge Fruchtanlage direct frische unveränderte Nahrung aus der Umgebung aufnehmen lässt, so muss sie wieder zum vegetativen Leben zurückkehren. Dieser Versuch gelingt bei den einfachsten Fruchtträgern bis zu den complicirtesten, aber allerdings nur bis zu einem gewissen Entwickelungsstadium, meist bis kurz vor der eigentlichen Sporenbildung. Bei *Saprolegnia* kann man ein dreifach verschiedenes Verhalten der jungen Sporangien oder Oogonien beobachten je nach dem Entwickelungsstadium, in dem die frische Nährlösung das Organ trifft. Entweder wächst es in einem jungen Stadium vegetativ aus, oder es ist bereits so nahe der Reife, dass der Process trotz der Nährlösung zu Ende geführt wird, oder es geht zu Grunde, wenn es sich gerade zur Sporenbildung rüstet. In diesem Falle wirkt die frische Nährlösung förmlich wie ein Gift. Das vegetative Auswachsen von jungen Pilzfrüchten hat Brefeld (77, p. 83) bei *Coprinus*-Arten, ferner bei verschiedenen Ascomyceten beobachtet. Nach ihm sollen die Früchte der jungen Ascomyceten, die kein Ascogon besitzen, in jedem Moment der Entwickelung zum vegetativen Wachsthum zu bringen sein. Die jungen Früchte von *Penicillium*, *Ascobolus*, *Eurotium*, die mit einem Ascogon anfangen, sollen bei solchen Versuchen absterben. Aber es wird wohl auf die Versuchsanstellung ankommen, um wenigstens die jungen Stadien dieser Pilze zum Auswachsen zu bringen.

Der Gegensatz im Verhalten des vegetativen Wachsthums und der Fortpflanzung tritt aus allen diesen Darlegungen mit scharfer Deutlichkeit hervor.

Satz III.

Wachsthum und Fortpflanzung unterscheiden sich auch dadurch, dass die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen, Temperatur, Sauerstoff etc. für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für das Wachsthum. Deshalb kann Wachsthum noch stattfinden, wenn die Fortpflanzung durch eine zu starke oder zu schwache Wirkung irgend einer der Bedingungen gehemmt ist.

Dieser Satz ist eine directe Folgerung aus den Resultaten der Versuche. Schon aus früheren Untersuchungen, z. B. von Koch, Brefeld über die Bakterien, von Hansen über die Presshefe ergab sich die Verschiedenheit des Verhaltens von Wachsthum und Fortpflanzung der Temperatur gegenüber. Meine eigenen Beobachtungen, die sich auf die Untersuchung der wichtigsten Lebensbedingungen bei Algen und Pilzen gründen, haben mich dann zur allgemeinen Fassung des Satzes geführt. In den Capiteln des ersten Abschnittes sind die Thatsachen zusammengestellt, die den Satz beweisen. Die Grenzen zwischen Minimum und Maximum von Qualität, Concentration der Nahrung, von Wassergehalt, von der Temperatur, dem Sauerstoffdruck, der Lichtintensität sind stets für die Fortpflanzung enger als für das Wachsthum. Wenn man auch nicht sagen kann, wesshalb das so sein muss, so hängt das Verhalten jedenfalls mit den verwickelten Processen zusammen, die die Fortpflanzung gegenüber dem Wachsthum charakterisiren. Man erkennt das an der durchschnittlich geltenden Regel, nach der der Unterschied zwischen den beiden Functionen um so deutlicher ist, je höher differenzirt das Fortpflanzungsorgan erscheint. Der Satz gilt nicht für sehr einfache Fortpflanzungsformen, z. B. die Cystenbildung bei Flagellaten, Infusorien, Myxomyceten; denn dieser Process tritt überhaupt erst ein, wenn Ernährung und Wachsthum nicht mehr möglich sind. Die wenig höher stehenden Paulosporen von Mucorineen, Saprolegnieen unterscheiden sich zwar noch sehr wenig aber doch etwas vom Wachsthum in ihrem Verhalten gegen die allgemeinen Lebensbedingungen. Bei einer typisch ausgebildeten Fortpflanzung werden die späteren Untersuchungen den Satz wesentlich zu bestätigen haben.

Das verschiedene Verhalten von Wachsthum und Fortpflanzung den gleichen äusseren Bedingungen gegenüber bestätigt nur den

Grundgedanken, der meine Arbeit durchzieht, von dem nachweisbaren physiologischen Unterschied der beiden Lebensthätigkeiten. Es giebt zugleich ein neues praktisches Hülfsmittel in die Hand, den Organismus bald zu der einen, bald zu der anderen Thätigkeit zu bringen. Durch zu hohe oder zu niedere Temperatur, durch zu starke oder schwache Concentration, durch zu geringe Lichtintensität u. s. w. kann man je nach der Organisation des Pilzes in bequemer Weise die Fortpflanzung für kürzere oder längere Zeit unterdrücken, um sie dann wieder hervorzurufen, wenn die Bedingung auf ihren für den Process günstigen Wirkungsgrad eingestellt wird. Diese Einstellung löst dann durch Beseitigung der Hemmung den Fortpflanzungsprocess aus, aber nur dann, wenn der für ihn wesentliche morphogene Reiz dabei thätig ist. Bei jeder Hemmung der Fortpflanzung, mag sie durch irgend eine der allgemeinen Bedingungen veranlasst sein, kann das Wachsthum innerhalb der ihm gesetzten Grenzen erfolgen, da es in allen Beziehungen anspruchsloser ist und durch die Hemmung der Fortpflanzung Nährstoffe zur Verfügung erhält. So lange noch keine deutlichen Fruchtanfänge vorhanden sind, im Moment wo die Hemmung eintritt, geht das Wachsthum ununterbrochen weiter. Sind Fruchtanfänge bereits entwickelt, so kann je nach der Pilzspecies, je nach der Art der hemmenden Bedingung ein verschiedenes Verhalten bemerkbar werden. Die Fruchtanfänge können absterben oder sie können weiter wachsen. So wachsen junge *Mucor*-Sporangien bei zu niederem Partiärdruck in Form von Hyphen aus, ebenso Conidienträger von *Eurotium* bei zu starker Wasseraufnahme, diejenigen von *Pilobolus microsporus* bei zu niederer Temperatur (Gräntz 98, p. 13). Hier schliessen sich auch die früher besprochenen Wachsthumserscheinungen der *Coprinus*-Fruchtträger bei Mangel des Lichtes an. Aber gegenüber der vorhin erwähnten Wirkung frischer Nährlösung, die die Fruchtträger von *Coprinus* in der That zum vegetativen, mycelialen Auswachsen nöthigt (s. p. 164), wirkt die Entziehung des Lichtes resp. die unter das Minimum sinkende Lichtintensität in anderer Weise ein. Die Fruchtträger wachsen nicht vegetativ aus, sondern bleiben bei ihrer Verlängerung was sie sind; sie können in jedem Augenblick, sobald genügend intensives Licht auf sie fällt, zur Reife gelangen. Die Unterdrückung der Hutbildung durch das mangelnde Licht ist die nächste Veranlassung für das Fortwachsen der Fruchtträger, die so lange ihren generativen Charakter bewahren, als die für ihre Entstehung

maassgebenden Bedingungen, die chemische Veränderung des Substrates verbunden mit der Luftwirkung, fortdauern. Dieser generative Charakter der Fruchtträger, der sie vor vegetativen Theilen auszeichnet, äussert sich auch in der von Brefeld näher untersuchten Regenerationsfähigkeit. Besonders interessirt hier die Thatsache, dass im Dunkeln gehaltene Fruchtträger ohne Hutbildung neue Fruchtanlagen hervorsprossen lassen (Brefeld 77, p. 90). Das geschieht nach meinen Erfahrungen niemals, wenn der Fruchtträger allseitig frische Nahrung direct aufnehmen kann, weil er dann vegetativ auswachsen muss, sondern nur, so lange er an seiner Basis die veränderte Nahrung erhält. Die näheren Bedingungen des Aussprossens sind noch nicht untersucht. Ich beobachtete es dann immer reichlich, wenn der schlaffe Fruchtträger an einer Stelle mit der feuchten Substratfläche in Berührung kam.

Satz IV.

Wachsthum erscheint als eine Vorstufe für den Eintritt der Fortpflanzung und damit als eine innere Bedingung für diese. Bis zu einem gewissen Grad ist aber nicht direct das Wachsthum, sondern die damit verknüpfte längere Ernährungszeit entscheidend.

Dieser Satz lässt sich bisher nicht in eine bestimmtere Fassung bringen, weil das Thatsachenmaterial sehr spärlich ist und weil er ein sehr dunkles Gebiet des Zellenlebens berührt. Es kommt hier auch mehr darauf an, auf ein wenig beachtetes Problem aufmerksam zu machen. Beobachtet man die normale Entwickelung eines Organismus, so tritt die Fortpflanzung erst nach vorhergegangenem Wachsthum ein. Dieses Wachsthum bringt den Organismus in jenen Zustand des Alters oder der Reife, in dem die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane möglich ist. Worin diese Vorbereitung durch das Wachsthum besteht, ist völlig dunkel; man begnügt sich, auch diese Abhängigkeit der Fortpflanzung vom Wachsthum als etwas Selbstverständliches anzusehen, das in der inneren Natur des Organismus nothwendig begründet liegt. So selbstverständlich ist die Sache jedoch nicht. Die Entwickelungszeit von der Keimung der Sporen bis zum Eintritt der Fortpflanzung ist ausserordentlich verschieden. Neben Grösse und Complicirtheit der Früchte kommen vielfach specifische Eigenschaften der Arten in Betracht, genau wie bei den höheren Pflanzen. Mag nun die Entwickelung längere oder kürzere Zeit in Anspruch nehmen, in allen Fällen muss man

sich die Frage stellen: Ist das Wachsthum eine nothwendige innere Bedingung, die erst den Organismus in den richtigen Stand setzt sich fortzupflanzen, oder ist die Fortpflanzung im weiten Umfang von dem vorhergehenden Wachsthum unabhängig und erklärt sich die thatsächliche Aufeinanderfolge nur aus der mit dem Wachsthum gleichzeitigen Ernährung, die für die Fortpflanzung durchaus nöthig ist? Unter allen Umständen erscheint es berechtigt, die zweite indirecte Art des Zusammenhanges von Wachsthum und Fortpflanzung als möglich anzunehmen, weil sich damit ein Angriffspunkt für experimentelle Untersuchungen darbietet. Denn man sollte versuchen, den Reifezustand für die Fortpflanzung bei möglichstem Ausschluss des vegetativen Wachsthums herbeizuführen. Wie leicht einzusehen, handelt es sich bei der Entscheidung nicht um ein scharfes Entweder-Oder, sondern nur um eine Abschätzung des Wirkungsgrades von Ernährung und Wachsthum. Schon jetzt lässt sich für einfache Fortpflanzungsformen die Unabhängigkeit von einem vorhergehenden Wachsthum nachweisen. Die Kinosporen von *Absidia* (van Tieghem 76, p. 356), *Mucor racemosus* (Klebs 96, p. 498), von *Empusa* (Brefeld 71, p. 15, 37), *Basidiobolus* (Eidam 87, p. 217), *Ascoidea* (Brefeld 91, p. 99) können sofort ohne vegetative Mycelbildung zu einer erneuten Sporenbildung schreiten. Ebenso können Kinosporen direct in Gemmen umgebildet werden, z. B. bei *Fumago* (Zopf 78, p. 281), bei *Ustilago* (Herzberg 95, p. 8). Auch die eben zur Ruhe gekommenen Zoosporen von *Vaucheria*, *Bumilleria*, *Oedogonium* können sogleich wieder zur Zoosporenbildung übergehen. Selbst höher differenzirte Fortpflanzungszellen können direct aus Kinosporen entstehen, wie z. B. die Zygoten von *Basidiobolus* (Eidam 87, p. 224) aus den Sporen, die Asci von *Ascoidea* nach Beobachtung von mir aus den Conidien. Bei zahlreichen anderen Pilzen und Algen wird das Gleiche stattfinden. In allen solchen Fällen reicht die in den Sporen vorhandene Nahrungsmenge für die erneute Fortpflanzung aus, wenn diese durch die bestimmten äusseren Bedingungen ausgelöst wird. Sobald der Fortpflanzungsprocess viel mehr Nährmaterial verlangt, als der Spore mitgegeben ist, so kann er aus diesem Grunde nicht stattfinden. Eine Zygote von *Sporodinia* kann bei der Keimung direct einen Sporangienträger liefern, eine Conidie des gleichen Pilzes höchst unwahrscheinlich eine Zygote. Ebenso ist die Bildung aller grösseren Früchte direct aus den Sporen als unmöglich zu bezeichnen. Für

diesen Zweck muss von aussen Nahrung aufgenommen werden, und diese wirkt, wie wir wissen, der Fortpflanzung entgegen und veranlasst Wachsthum. Nach einer gewissen Zeit, wo der Vegetationskörper sich genügend während des gleichzeitig stattfindenden Wachsthums ernährt hat, kann die Fortpflanzung erregt werden. Das Verhältniss von Ernährung und Wachsthum ist, wie schon früher hervorgehoben worden ist, bei unseren heutigen Methoden äusserst unklar. Für die hier vorliegende Frage kann man aber mit Vortheil Roux (93, p. 434) folgen, der das Massenwachsthum, d. h. die Vermehrung der specifischen organischen Substanz und das dimensionale Wachsthum unterscheidet. In den vorhergehenden Erörterungen ist immer nur das letztere berücksichtigt worden. Für das vorliegende Problem kann ich meine Ansicht dahin zusammenfassen, dass für die complicirtere Fruchtbildung das mit den Ernährungsprocessen unmittelbar zusammenhängende Massenwachsthum der organisirten Substanz bis zu einem gewissen Grade vorher stattfinden muss. Allerdings kann man nicht bestimmen, wie viel es auf eine Zunahme organisirter Substanz oder auf eine solche bestimmter plastischer Stoffe ankommt. So lange frische Nahrungstoffe aus der Umgebung aufgenommen werden, dienen sie für das Massenwachsthum wie gleichzeitig für das dimensionale Wachsthum. Aber auf das letztere kommt es für die Fortpflanzung gar nicht an; sie kann es in dem Moment unterbrechen, wo der Vegetationskörper genügend stark ernährt ist. Es wird die Aufgabe eingehender Untersuchungen sein, diesen Moment in jedem einzelnen Falle aufzufinden und zugleich zu versuchen, ob man nicht auf besonderem Wege das Massenwachsthum steigern könne bei Hemmung oder Einschränkung des dimensionalen.

Jedenfalls kann man voraussagen, dass bei vielen niederen Organismen die vegetative Entwickelung in sehr viel höherem Grade, als bisher zu vermuthen war, abgekürzt und um so früher durch die Fortpflanzung ersetzt werden kann. Die bisherigen Beobachtungen des Verhaltens der Arten in der freien Natur geben darüber keinen Aufschluss, weil sie nicht von der bestimmten Fragestellung nach dieser Richtung hin geleitet worden sind: Gelegentliche Beobachtungen finden sich hie und da vor. So erinnere ich an die von Kuckuck (99, p. 360) bei *Pogotrichum filiforme* gemachten Beobachtungen. Bei dieser Meeresalge entstehen die Zoosporangien im Winter nicht an einem kräftig entwickelten vielzelligen Thallus, sondern direct aus den Zellen der dem

[illegible] nach [illegible] müssen. Für [illegible] wenn man die für [illegible] Fort- [illegible] gesagt [illegible] die höheren [illegible] geeignet [illegible] stadium [illegible] im Allgemeinen [illegible] z. B. nach [illegible]

[illegible] Fortpflanzungsformen.

[illegible] über die Beziehungen von [illegible] die Verschiedenheit der [illegible] keine Rücksicht [illegible] überhaupt nur eine [illegible] Bakterien, die [illegible] *Peziza*-Arten, [illegible] Die Mehrzahl der Pilze [illegible] Fortpflanzungsweisen aus; es finden

sich Species mit einem überraschenden Reichthum von verschiedenen Fortpflanzungsorganen. Ich brauche hier nicht auf die falschen und unklaren Vorstellungen einzugehen, die sich vielfach an die sog. Pleomorphie der Pilze angeknüpft haben; über diesen Punkt gilt heutzutage noch alles das, was de Bary (84, Cap. IV) in so ausgezeichneter Weise geschrieben hat. Hier interessirt vor Allem die Frage, in welchem gegenseitigen Verhältniss die verschiedenen Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes zu einander stehen. Nach der Entdeckung des Generationswechsels bei den Thieren, dann bei den Farnen und Moosen, lag die Vorstellung nahe, ihn auch bei den niederen Organismen aufzusuchen, und Pringsheim (77) hat z. B. bei *Saprolegnia* die regelmässige Aufeinanderfolge von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen nachzuweisen gesucht. Nachdem schon van Tieghem (76, p. 325) für die Mucorineen, de Bary (81, p. 97) für die Saprolegnieen, Eidam (87, p. 203) für Entomophthoreen die Annahme eines solchen Generationswechsel zurückgewiesen haben, habe ich nach den eigenen Erfahrungen die Meinung ausgesprochen, dass bei keinem bisher genauer geprüften Thallophyten ein regelmässiger Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generationen vorkommt; er müsste erst genauer nachgewiesen werden (vgl. meinen Aufsatz 99). Diese Organismen besitzen zwei oder mehrere Arten der Fortpflanzung, von welchen jede direct von ganz bestimmten äusseren Bedingungen abhängig ist. In der freien Natur entscheiden die zufällig herrschenden Bedingungen, welche Fortpflanzung zur Ausbildung gelangt und wie die Arten der Fortpflanzung aufeinander folgen, ob bei dem gleichen Individuum oder vertheilt auf verschiedene Individuen.

Das experimentelle Beweismaterial liegt in den Kapiteln des ersten Abschnittes vor. Hier will ich nur einige allgemeinere Fragen behandeln und namentlich einige meiner Ansicht anscheinend widersprechende Thatsachen beleuchten. Um die Sache etwas zu vereinfachen, beschränke ich mich zunächst auf das Verhältniss von Kino- und Carposporen der Pilze, das in erster Linie für deren Leben die grösste Bedeutung hat. Bei jedem näher untersuchten Pilz sind die Bedingungen für die beiden Sporenarten verschieden; das bezieht sich sowohl auf die morphogenen Reize wie auf die allgemeinen Bedingungen mitunter, aber nicht der Regel nach, auch auf die speciellen Bedingungen. Wenn selbst anscheinend der gleiche morphogene Reiz wie der Nahrungsmangel

die Bildung beider Sporenarten auslöst, so lässt sich doch, wie ich es speciell für *Saprolegnia* hervorgehoben habe (s. p. 97), nachweisen, dass der Nahrungsmangel in anderer Weise bei der Kinosporen- als bei der Oosporenbildung eingreifen muss. Im Allgemeinen entstehen die Carposporen unter verwickelteren Bedingungen als die Kinosporen; damit hängt zusammen, dass die ersteren bei manchen Pilzen viel seltener als die letzteren beobachtet worden sind. Eines der bekanntesten Beispiele ist *Penicillium glaucum*, dessen höhere Fruchtform trotz der allgemeinen Verbreitung des Pilzes erst von Brefeld (74) entdeckt worden ist. Bei der Mehrzahl der Mucorineen treten die Zygoten selten auf, und die Bedingungen ihrer Bildung sind meist unbekannt. Für viele Pilze ist überhaupt eine höhere Fruchtform gar nicht bekannt, was für das zahllose Heer der sog. *Fungi imperfecti* gilt. Nun kann die Carposporenform später aufgefunden werden, bei anderen wie z. B. *Oidium lactis* ist die Hoffnung sehr gering, und man muss sich die allerdings nicht zu entscheidende Frage vorlegen, ob die höhere Fruchtform bei der phylogenetischen Entwickelung verloren gegangen oder noch nicht ausgebildet worden ist.

Für die Pilze mit ausgesprochener Kino- und Carposporenbildung kann das Verhältniss beider Fortpflanzungsweisen bald enger, bald lockerer sein, je nach den Beziehungen der sie bedingenden Factoren. Man kann dabei zwei Fälle unterscheiden:

1. Die Bedingungen der Fortpflanzungsweisen sind so verschieden, dass beide leicht von einander zu trennen sind.

So ist es der Fall bei *Saprolegnia*, *Sporodinia*, wo es sehr leicht gelingt, ausschliessliche Kinosporen- oder Carposporenbildung zu veranlassen (s. p. 102); man braucht nur die chemische Zusammensetzung des Nährmediums in geeigneter Weise zu reguliren. Ebenso leicht gelingt es bei *Basidiobolus*, die Conidienbildung, die nur in der Luft, und die Zygotenbildung, die nur im Substrat stattfindet, zu trennen.

2. Die eine Fortpflanzungsform lässt sich leicht von der anderen trennen, aber nicht diese von jener.

Dieses Verhältniss beobachtet man bei vielen Pilzen, bei denen die Bedingungen für die eine Form, die der Kinosporen, sich so leicht verwirklichen, dass sie schwer völlig auszuschliessen sind. Bei *Eurotium repens* kann man sehr leicht Perithecienbildung ausschliessen; aber wenn man diese auch in grösster Intensität und mit grösster Sicherheit veranlassen kann, so kommt es immer vor,

dass einzelne Conidienträger nebenbei entstehen. Aehnliche Beobachtungen kann man bei *Ascoidea* und anderen Ascomyceten machen. Aus solchen Erscheinungen folgt in keiner Weise, dass die Conidienbildung der Fruchtbildung vorausgehen müsse; sie begleitet diese, weil die Bildungsbedingungen beider Fortpflanzungsarten gleichzeitig walten. Der Nachweis, dass an dem Mycelium eines Pilzes die Conidienbildung als die nothwendige Vorstufe für den Eintritt der Carposporenbildung stattfindet, ist bisher nicht geliefert worden; bei jedem genauer untersuchten Pilz hat sich die Annahme als unrichtig erwiesen.

Die Frage nach dem Verhältniss zweier Fortpflanzungsweisen wird verwickelter, wenn man nicht von dem Verhalten eines vorher gut ernährten Myceliums ausgeht, sondern wenn man die Keimung der Sporen selbst berücksichtigt. Zahlreiche Beobachtungen liegen vor, die eine sehr regelmässige Keimung mancher Sporenformen unter Bildung besonderer Fortpflanzungszellen beweisen. In der inneren Structur der Sporen kann eine schwächer oder stärker hervortretende Tendenz begründet sein, entweder die ihr gleiche oder die von ihr verschiedene Sporenform zu erzeugen. Da der zweite Fall thatsächlich häufig festgestellt worden ist, will ich mit seiner Besprechung beginnen.

Besonders häufig ist als ein charakteristisches Merkmal der Carposporen hervorgehoben worden, dass sie bei der Keimung Kinosporen erzeugen. In der That entstehen bei der Keimung der Zygoten von Mucorineen, Saprolegnieen, Peronosporeen Sporangienträger; aber es geschieht wesentlich nur unter den Bedingungen, unter denen sonst die betreffenden Organe entstehen. Schon van Tieghem (76, p. 324) hat für *Absidia*, de Bary (81, p. 70—71) für *Saprolegnia*, Eidam (87, p. 228) für *Basidiobolus* den Nachweis geführt, dass es sich nicht um eine erblich fixirte Eigenthümlichkeit der Carposporen handelt. Sowie man die Sporen unter günstige Wachsthumsbedingungen bringt, so keimen sie vegetativ aus, und ihr weiteres Verhalten wird völlig nach den früheren Darlegungen von den später eintretenden Bedingungen bestimmt. Diese Carposporen unterscheiden sich von den Kinosporen, oder Theilen des vegetativen Myceliums wesentlich nur durch den Reichthum von Reservestoffen. Dagegen giebt es eine Reihe von Pilzen, wie die Ustilagineen, Uredineen, Tremellineen, bei denen die Carposporen eine bestimmte Tendenz besitzen, bei der Keimung Fortpflanzungszellen in Form von Kinosporen-ähnlichen Gebilden zu erzeugen.

Als Beispiel greife ich die Ustilagineen heraus, die durch Brefeld (83) sehr eingehend untersucht worden sind. Bei *Ustilago*-Arten z. B. der alten Sammelspecies *Carbo*, die neuerdings in mehrere Arten, *Avenae*, *Jensenii*, *perennans*, *Tritici* etc. zerlegt worden ist, entsteht aus der keimenden Carpospore, ein kurzes, getheiltes Mycelstück, das Conidien abschnürt. Wegen seiner Bestimmtheit in der Form, wegen seines auch in Nährlösung begrenzten Wachsthums, hat Brefeld dieses Mycelstück als einen conidienähnlichen Fruchtträger aufgefasst. Mit Recht hat aber Zopf (93, p. 3) hervorgehoben, dass es sich doch nur um eine myceliale, also vegetative Bildung handelt. Nach den Untersuchungen von Herzberg (95) kann dieses basidienähnliche Promycel von *U. Avenae*, *Jensenii* bei geeigneten Ernährungsbedingungen vegetativ weiter wachsen. Selbst die Conidienbildung kann völlig unterdrückt werden. Die Keimhyphe wächst, wenn man den Stickstoff in Form des schwefelsauren Ammon giebt, als steriles Mycelium fort. Diese Arten führen dann hinüber zu jenen wie *U. Hordei* und *Tritici*, die nach Brefeld und Herzberg überhaupt nur ein solches Mycelium bilden. Jedenfalls ist die Tendenz der *Ustilago*-Sporen, fructificativ auszukeimen, nur in schwächerem Grade vorhanden, sodass doch die äusseren Bedingungen über die Art der Keimung entscheiden können. Dagegen scheint eine solche Tendenz in hohem Grade nach Brefeld'schen Untersuchungen bei den Carposporen von *Tilletia Tritici* ausgebildet zu sein. Sie erzeugen bei der Keimung ein ungetheiltes Promycelium, das an seinem Scheitel einen Kranz von Conidien erzeugt. Diese nadelförmigen Kranzconidien treten später an dem Mycelium nicht mehr auf, sie werden ersetzt durch anders gestaltete, sichelförmige Conidien. Es wäre nun möglich, dass bei besserer Kenntniss der Ernährungsbedingungen die Carposporen auch zu einer rein vegetativen Keimung zu bringen wären. Aber trotzdem muss in den Carposporen die betreffende Tendenz zur Bildung eines Fruchtträgers angenommen werden. Ich lege dabei ein besonderes Gewicht auf die Beobachtungen Brefeld's (83, p. 152), dass die Sporen von *Tilletia* in einer Nährlösung, die für das spätere Mycelwachsthum sehr geeignet erscheint, bei dem Versuch zu keimen abstarben. Um zu den Kranzconidien zu gelangen, musste Brefeld die Sporen im Wasser keimen lassen, d. h. unter einer solchen Bedingung, wie sie für die in Flüssigkeit stattfindende Bildung von Kinosporen allgemein nothwendig ist,

nämlich bei Nahrungsmangel in der Umgebung. Daher muss in der Carpospore bereits eine bestimmte qualitative und quantitative Zusammensetzung vorliegen, die direct für die Bildung des Fruchtträgers maassgebend ist. Die Spore verhält sich wie eine bereits in der Entwickelung vorgeschrittene Fruchtanlage, für die frische Nährlösung giftig wirkt (s. p. 164).

Ob bei dem Promycel der Teleutosporen von Uredineen ähnliche Verhältnisse wie bei *Tilletia* vorliegen, lässt sich nicht erkennen, da die künstliche Kultur bisher nicht gelungen ist.

Abgesehen von diesen besonderen Fällen, in denen die Keimung der Carposporen in einer ganz bestimmten Weise unter Bildung einer andersartigen Sporenform verläuft, verhält sich das bei der Keimung entstehende Mycelium gleich wie das bei längerer Ernährung aufgewachsene; es bildet je nach den äusseren Einflüssen die diesen entsprechende Fortpflanzungsform. Möglicherweise besitzen aber die aus den verschiedenen Sporenarten des gleichen Pilzes hervorgehenden Mycelien doch etwas verschiedene Eigenschaften. Eine Conidie und eine Ascospore, z. B. von *Eurotium repens* haben doch voraussichtlich eine etwas andere innere Beschaffenheit, abgesehen von der Quantität der Reservestoffe. Bei gleich günstigen Bedingungen könnte das Mycelium aus der Ascospore eine gewisse Tendenz besitzen eher Perithecien als Conidien zu bilden. Diese Möglichkeit ist um so mehr hervorzuheben, als selbst die Sporen gleicher Art verschiedene Eigenschaften besitzen, die auf das aus ihnen entstehende Mycelium von Einfluss sein können. Die Conidien von *Sporodinia*, die auf verschiedenartigen Nährsubstraten aufgewachsen sind, zeigen solche Unterschiede, die gewöhnlich nicht in Betracht kommen, wenn das aus ihnen hervorgehende Mycelium unter optimal günstigen Ernährungsbedingungen aufwächst. Wenn man ein Nährsubstrat annimmt, das für die Zygotenbildung nicht günstig zusammengesetzt ist, gelingen die Versuche, sie darauf zu veranlassen, leichter, wenn man zur Aussaat Conidien benutzt, die auf dem normalen Substrat des Pilzes, nämlich Hutschwämmen erzeugt sind, anstatt auf Moorrüben, Brod u. dergl. Vergleichende Versuche über das Verhalten der Mycelien aus Kino- und Carposporen fehlen bisher vollständig; sie sind auch äusserst schwierig, weil für grösste Constanz aller Bedingungen gesorgt werden müsste. Wegen des Fehlens solcher Untersuchungen kann man auch die Frage nicht entscheiden, ob die Sporen eines Pilzes die Tendenz haben, die gleiche Fort-

pflanzungsform zu erzeugen. De Bary (84, p. 275) glaubt ein vorzügliches Beispiel dafür in *Peziza Fuckeliana* gefunden zu haben. Säet man die Sporen von *Botrytis cinerea*, die de Bary als Conidienform der genannten *Peziza* betrachtet, aus, so erhält man ein Mycelium mit vorherrschender Conidienbildung. Säet man in der gleichen Nährlösung Ascosporen aus, so erzeugt das Mycelium wesentlich Sclerotien, die später Ascusfrüchte hervorbringen, während die Conidienform nicht oder sehr spärlich auftritt. Macht man von beiden Sporenarten Aussaaten auf Blättern von *Vitis*, so bilden sich Sclerotien, und zwar ausschliesslich bei Aussaat von Ascosporen, dagegen mit gleichzeitiger Conidienbildung nach Aussaat von Conidien. Nach den Untersuchungen von Pirotta (81) verhalten sich die Mycelien aus Conidien und aus Ascosporen wesentlich gleich, und ich möchte aus eigenen Untersuchungen mit *Botrytis cinerea* zufügen, dass die Bildung von Conidien und Sclerotien wesentlich von äusseren Bedingungen, namentlich dem Wassergehalt des Substrates und auch der Luft, sowie von dem Nährgehalt abhängt. Trotzdem könnte die Ansicht de Bary's bis zu einem gewissen Grade richtig sein, weil es sich nur um eine Tendenz, nicht um eine Nothwendigkeit handelt. Aber nur bei völliger Constanz aller äusseren Bedingungen liesse sich ein Unterschied der Conidien und Ascosporen nachweisen. Mit Wahrscheinlichkeit wird man aber voraussagen können, dass in keinem Falle die Tendenz so stark ausgebildet sein wird, um den entgegenstehenden Einfluss der äusseren Bedingungen zu beseitigen. Wirkliche Ausnahmen von der Regel, nach der die Aussenwelt über die Art der Fortpflanzung entscheidet, werden durch Pilze wie *Peziza Fuckeliana* nicht gegeben sein.

In der freien Natur wie in den Kulturen finden sich die Pilze unter Bedingungen, die oft die Bildung sowohl der Kino- wie der Carposporen gestatten. Man beobachtet sehr leicht bei *Saprolegnia* zuerst ein Vorherrschen der Sporangien, dann ein solches der Oosporen, aber neben diesen können auch noch die ersteren entstehen. Sind die Bedingungen beider Sporenarten überhaupt nicht sehr verschieden, so muss sich ein Concurrenzkampf zwischen ihnen um die vom Mycelium aufgenommene Nahrung bemerkbar machen. Diejenige Fortpflanzungsart wird die Herrschaft gewinnen, für welche die gerade waltenden Bedingungen im Durchschnitt günstiger sind. Dann aber wird die herrschende Sporenform durch die Beanspruchung aller Nahrung die andere ganz

unterdrücken können, auch wenn diese an und für sich möglich ist. Da die Carposporen verwickeltere Bedingungen verlangen und sich auch langsamer entwickeln, so kann besonders die Kinosporenbildung durch rasche Ausnützung des Nährmateriales die höhere Fruchtform unterdrücken. In solchen Fällen kann die auf irgend eine Weise bewirkte Hemmung der Kinosporenbildung für die Bildung der Carposporen von grossem Vortheil sein. Man kann dabei ein die Kinosporen direct hemmendes Mittel anwenden, indem man z. B. das Mycelium von *Saprolegnia* in einer höher concentrirten Nährlösung, die die Sporangienbildung nicht gestattet, zur Carsporenbildung übergehen lässt. Oder man sucht durch optimale Temperatur die Carposporenbildung zu befördern, so dass sie über die Kinosporenbildung das Uebergewicht gewinnt etc. Aber immer ist dabei vorausgesetzt, dass der besondere morphogene Reiz des Fortpflanzungsprocesses thätig ist. Die einfache Unterdrückung der einen Fortpflanzung kann nie die andere direct hervorrufen. Das gilt auch für den von Zopf (92, p. 8) beschriebenen Fall, bei dem *Pilobolus Kleinii* durch Infection von Seiten eines Parasiten, der die Sporangienträger zerstörte, zur Zygotenbildung veranlasst wurde. Die Unterdrückung der Sporangienbildung bewirkte wohl auch hier die Zygotenbildung, weil der im Nährsubstrat vorhandene, sie auslösende Reiz ungestört seinen Einfluss ausüben konnte.

Wenn ich bisher hauptsächlich das Verhältniss von Kino- und Carposporen besprochen habe, so gilt das Gesagte doch ebenso für den Fall, dass der Pilz noch weitere Fortpflanzungsarten besitzt. Als Beispiel mit Kino-, Carpo- und Paulosporen kann *Saprolegnia* angeführt werden; die Bildung der Paulosporen hängt wieder von etwas anderen Bedingungen ab als die beiden anderen Sporenformen und kann für sich allein herbeigeführt werden. Da aber die Paulosporen direct aus Anlagen von Sporangien oder Oogonien entstehen, so fördern alle Momente, die die Ausbildung dieser Organe hemmen, in hohem Grade die Erzeugung der Paulosporen. Die noch mehr pleomorphen Pilze, z. B. unter den Ascomyceten, sind bisher nicht eingehend untersucht worden. Aber auch bei ihnen wird jede Fortpflanzungsweise von ihren besonderen Bedingungen abhängen, wie es sicher der Fall ist bei *Fumago salicina*, die hier als Vertreter herangezogen werden kann. Die Untersuchung von Zopf (78) hat einen überraschenden Reichthum an Fortpflanzungsformen bei diesem Pilz zu Tage gefördert. Allerdings

müssen die Hefe- und Microconidien nach den Untersuchungen von Schostakowitsch (95) dem Pilz abgesprochen werden; es bleiben Paulo-, Kino- und Carposporen übrig. Die interessanteste Seite des Pilzes besteht in der Vielgestaltigkeit der Träger, die anscheinend immer die gleichen Kinosporen erzeugen. Jede Trägerform ist nach Schostakowitsch an besondere Ernährungsverhältnisse gebunden. Ein völlig steriles Mycelium entsteht in reinen Peptonlösungen, ein solches, das grosse Mengen von braunen Paulosporen bildet bei der Kultur auf Agar-Agar mit weinsaurem Ammoniak. Einfache Conidienträger erscheinen auf Peptonlösungen mit den nöthigen Salzen (0,5 % Knop'sche Nährlösung); aus mehreren Trägern bestehende Conidienbüschel auf Glycerin (5 %) und der gleichen Salzlösung. Bei noch üppigerer Ernährung auf Pepton (0,05 %) und Rohrzucker (10 %) entstehen die aus vielen Fruchtträgern verwachsenen Conidienbündel. Eine eigenthümliche Form von sitzenden, untergetauchten Fruchtbildungen werden in Rohrzuckerlösungen von 1—10 % bei einer Temperatur von 8—15° beobachtet. Die eigentlichen Pycniden zeigen sich nach Zopf bei längerer Ernährung auf günstigen Substraten. Ausserdem gehören wahrscheinlich noch Ascusfrüchte zu *Fumago*, über deren Bildungsbedingungen nichts bekannt ist.

So verschiedenartig im Einzelnen diese Bedingungen für die Fortpflanzungsformen des gleichen Pilzes sein können, eine gewisse Regel lässt sich doch aufstellen. Die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen sind im Allgemeinen für die höhere Fruchtform enger gezogen als für die niedere. Der Satz gründet sich allerdings nur auf eine sehr beschränkte Anzahl von Beobachtungen, weil in den mycologischen Arbeiten nie darauf geachtet worden ist. Wo ich Bestimmungen solcher Art angestellt habe, stimmen sie mit der Regel überein. Bei *Eurotium, Sporodinia, Ascoidea* liegt das Temperaturmaximum für die Carposporen niedriger als für die Kinosporen. Bei *Saprolegnia, Mucor racemosus, Mortierella* (Bachmann, 99, p. 34) liegt das Temperaturmaximum für die Kinosporen höher als das für die Paulosporen. Die Regel wird bestätigt durch das Verhalten der verschiedenen Sporenarten dem Sauerstoffdruck gegenüber; das Minimum für die Kinosporen von *Sporodinia* liegt tiefer als das für die Carposporen, ebenso das Minimum für die Kinosporen von *Mucor racemosus* tiefer als das für die Paulosporen. Sehr allgemein gilt die Regel für das Verhältniss zur Quantität und Qualität der Nahrung;

denn stets beanspruchen die Carposporen mehr Nahrung und reicher zusammengesetzte als die Kinosporen, diese mehr als die Paulosporen. Wie es sich mit dem Licht verhält bei solchen Pilzen, für die es überhaupt nöthig ist, ist noch nicht untersucht; für *Pilobolus microsporus* kennt man nur die Beziehung des Lichtes zur Kinosporenbildung nicht aber zur Zygotenbildung. Wenn das Licht in diesem Falle aber als eine specielle Bedingung des Fortpflanzungsprocesses aufgefasst werden kann, so braucht die Regel nicht zu gelten. Auch im Verhalten gegenüber Luft und Wasser können die verschiedenen Sporenformen von einander abweichen, ohne dass dabei immer die Höhe der morphologischen Differenzirung eine entscheidende Rolle spielt. Denn bei *Basidiobolus* entstehen die Kinosporen in der Luft, die Carposporen in der Flüssigkeit. Selbst noch bei einem höheren Ascomyceten, der *Pleospora Sarcinuli*, entstehen die Kinosporen (*Sarcinula*-Form) nur in der Luft, die viel complicirteren Perithecien können noch innerhalb einer Flüssigkeit gebildet werden. Wie verschiedenartig sich die Sporen gleicher Art verhalten, ergiebt sich daraus, dass z. B. bei *Sporodinia* die Zygoten eine grössere Luftfeuchtigkeit verlangen als die Kinosporen, während nach den Angaben Eidams (83, p. 291) die Perithecien von *Ctenomyces* und *Gymnoascus* gerade eine relativ trockne Luft beanspruchen, während in feuchter Luft Conidien entstehen.

IV. Ueber die Bedeutung der Fortpflanzung.

In der Entwickelung der Organismen erscheint die Fortpflanzung als das Ziel, oft auch als der Abschluss des individuellen Lebens; der Gedanke an ihre Bedeutung im Leben der Individuen wie der Species drängt sich mit zwingender Gewalt in die wissenschaftliche Betrachtung hinein. In den vorhergehenden Abschnitten sind die für die Fortpflanzung maassgebenden, äusseren Bedingungen und die Beziehungen zwischen Wachsthum und Fortpflanzung besprochen worden, ohne dass auf die teleologische Seite der Erscheinungen Rücksicht genommen worden ist; sie soll jetzt mit besonderem Hinblick auf die niederen Organismen behandelt werden. Kaum eine andere Frage der Biologie ist in den letzten Jahrzehnten so oft und von so verschiedenen Standpunkten aus erörtert worden wie gerade diejenige nach der Bedeutung der Fortpflanzung. An dieser Stelle ist eine erneute ausführliche Besprechung nicht be-

absichtigt; vielmehr kommt es nur darauf an zu prüfen, ob sich auf Grund meiner Versuche und der daran sich anschliessenden Folgerungen gewisse Handhaben gewinnen lassen, um sich in dem verwickelten Problem besser zurechtzufinden.

Jede Zelle eines Pilzes enthält die specifischen, erblichen Eigenschaften in irgend einer Form als Anlagen; zugleich stehen diese Anlagen in bestimmten Beziehungen zu einander, die das zweckmässige Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensthätigkeiten bedingen. Auch diese Zweckmässigkeit in dem einheitlichen Zusammenwirken der verschiedenen Anlagen muss man als gegeben hinnehmen; sie beruht auf der inneren Structur der Zelle. So lange diese der Erkenntniss völlig widerstrebt, muss man die Zweckmässigkeit als eine Thatsache betrachten, für die jede Erklärung fehlt. Wir folgern das Vorhandensein der zweckmässig geordneten Anlagen aus dem ganzen Benehmen des Organismus während seiner Entwickelung und im Verhältniss zu der ihn umgebenden Aussenwelt. Alle Lebensthätigkeiten eines niederen Organismus stehen in einer nothwendigen Abhängigkeit von äusseren Bedingungen. Selbst seine Entwickelung geht nicht in einer Weise vor sich, die nur von der bestimmten inneren Anordnung seiner Theile vorgezeichnet ist. Vielmehr wählt die jeweilig vorhandene Combination der äusseren Bedingungen unter den in der Anordnung der Theile gegebenen Möglichkeiten aus. Das Benehmen des Organismus ist jeder solchen Combination gegenüber ein nothwendiges; es erscheint zweckmässig, wenn die Combination der Entwickelung günstig, unzweckmässig, wenn sie für diese ungünstig ist. Aber direct schädliche Combinationen äusserer Bedingungen kommen in der freien Natur seltener zu Stande.

Es gehört in das Gebiet der phylogenetischen Speculation sich vorzustellen, wie die innere und äussere Zweckmässigkeit der Organismen entstanden ist; ich möchte hier nur meiner Ueberzeugung Ausdruck geben, dass die directe Wirkung der Aussenwelt, wie zuerst Lamarck hervorgehoben hat, einer der wesentlicheren Factoren bei der Erreichung einer zweckmässigen Anpassung gewesen ist und noch ist. Gerade die Beobachtungen an niederen Organismen führen zu dieser Auffassung. In der Structur der einfachsten Urorganismen war eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Gestaltungs-Möglichkeiten gegeben, unter denen die äusseren Bedingungen je nach dem Grade und der Art ihres Zusammenwirkens bald diese, bald jene Möglichkeit zur Wirklichkeit erweckten.

Wie nun auch die Zweckmässigkeit erworben worden ist, die Kenntniss des nothwendigen Zusammenhanges einer Lebensthätigkeit mit bestimmten Bedingungen verleiht erst die richtige Einsicht, worin die Zweckmässigkeit besteht. Es ist ein sehr berechtigter, ja nöthiger Weg vielfach zuerst nach dem Zwecke zu fragen, den der Organismus mit irgend einer Lebensthätigkeit verfolgt; höchst interessante Verhältnisse sind, wie allgemein bekannt, durch solche Forschungen aufgedeckt worden. Aber die Hauptbedeutung dieses Suchens nach Zwecken liegt immer nur in seiner Anwendung als heuristisches Prinzip; man weiss doch, wie häufig mit der Auffindung eines Zweckes nur ein sehr unsicherer Schritt gemacht wird. Erst mit Hülfe der physiologischen Methoden kann man erfahren, ob der vermuthete Zweck auch der wirkliche ist. Selbst wenn aber der Zweck von vornherein richtig erkannt worden wäre, so befriedigt diese Kenntniss niemals, so lange man nicht die Mittel weiss, durch die auf causal-mechanischem Wege der Zweck erreicht wird. Sucht man zunächst ohne Rücksicht auf den Zweck bei irgend einer Lebensthätigkeit nach den sie bedingenden, näheren und ferneren Ursachen und gelingt es in dieser Richtung erfolgreich vorzudringen, so ergiebt sich ohne weiteres das Erkennen des Zweckes.

Einen so kleinen Fortschritt die Forschungen über die Bedingungen der Fortpflanzung in physiologischer Beziehung bedeuten, so geben sie doch einige Anhaltspunkte, die Zweckmässigkeit des Verhaltens der Pilze, Algen u. s. w. in der sie umgebenden Natur deutlich zu machen, wie es die blosse Deutung der nur morphologisch bekannten Thatsachen nie erreichen kann. Um nur ein Beispiel herauszugreifen, wie klar und zweckentsprechend erscheint das Leben von *Saprolegnia*, die sich auf todten, im Wasser befindlichen Insecten in der freien Natur ansiedelt! Die Pilzhyphen, die von dem befallenen Insectenkörper in das umgebende Wasser strahlen, werden durch den Nahrungsmangel, den die wachsenden Enden empfinden, zur Zoosporenbildung gereizt; in dem Maasse, als Nahrungstoffe aus dem Substrate nachgeschafft werden, kann diese Vermehrungsweise fort und fort gehen. Wenn dann das Substrat durch das Mycelium allmählich erschöpft wird, so macht sich diese Form des Nahrungsmangels an den aussen befindlichen Hyphen in der Weise bemerklich, dass die einer längeren Ruhezeit dienenden Oosporen gebildet werden. Die letzten Reste der vorhandenen und für die Oosporenbildung nicht verbrauchten, lebenden Substanz

werden noch in Form von Gemmen gerettet. Sie haben vor den Zoosporen den Vortheil, sich längere Zeit ohne Nahrung von Aussen halten zu können, sie zeichnen sich vor den Oosporen durch die Fähigkeit aus, sofort auszukeimen, wenn sie günstige Nahrung treffen. Nicht minder zeigt der Lebenslauf der *Sporodinia* die zweckentsprechenden Eigenschaften der Fortpflanzungsorgane. Das Mycelium, das in absterbenden Hutschwämmen vegetirt, bildet Lufthyphen, die durch ihren negativen Hydrotropismus und positiven Heliotropismus genöthigt werden, sich von dem dunklen feuchten Substrat in trockenere, hellere Luftschichten zu erheben. Dort, wo sie gerade den richtigen Grad von Transpiration erfahren, geht die Ausbildung der Sporangien vor sich; die Sporen selbst werden durch die Luftströmungen weiter getragen nach anderen Substraten. Nur ganz nahe dem feuchten Substrat entstehen die Zygoten, die viel mehr an eine kräftige vorhergehende Ernährung von Seiten des Myceliums gebunden sind. Mit sehr reichlichen Reservestoffen versehen, bleiben die Zygoten an Ort und Stelle und erhalten den Organismus während der ungünstigen Jahreszeit. So kann man bei den verschiedensten Pilzen die zweckentsprechenden Einrichtungen hervorheben, die auf dem bestimmten Zusammenhang der Fortpflanzung mit der Aussenwelt beruhen. Wo wir diesen Zusammenhang nicht kennen, wie z. B. bei den verschiedenen Kinosporenformen des gleichen Ascomyceten (Conidien, Pycniden etc.), da sind wir auf das blosse Rathen angewiesen, um uns die verschiedenen Zwecke der Sporen klar zu machen.

Aber man muss sich doch hüten, das Suchen nach Zwecken nicht zu übertreiben. Es giebt sicher eine Reihe von Eigenschaften und Thätigkeiten eines Organismus, die nur als nothwendige Folgen gewisser zweckmässiger Einrichtungen zu betrachten sind. Wenn z. B. *Saprolegnia* sich dem Leben im Wasser angepasst hat, so ergeben sich daraus eine Anzahl Eigenthümlichkeiten, bei denen es wenig Sinn hat, nach einem Zwecke zu fragen oder ihn irgendwie herauszudeuten. Die frei schwimmenden Zoosporen sind für die Bewegung im Wasser zweckmässig gebaut, sie sind deshalb sehr wasserreich. Daraus erklärt sich, dass ihre Bildung schon durch sehr verdünnte Salzlösungen oder durch Gallerten von gewisser Concentration oder durch den Aufenthalt in der Luft behindert wird. Diese Eigenschaft, durch so einfache Mittel behindert zu werden, könnte man eher als unzweckmässig bezeichnen;

aber das wäre ebenso falsch, wie wenn man nach einem Zwecke suchte, da das Verhalten nur eine Folge bestimmter anderer Einrichtungen ist. Ebenso ist die allmähliche Verkürzung der Sporangienträger von *Sporodinia* bei steigender Transpiration, ihre Verlängerung bei Abnahme der Verdunstung nur eine nothwendige Reaction, die weder zweck- noch unzweckmässig ist. Je weiter man in der Erkenntniss des Lebensgetriebes vordringen wird, um so häufiger und um so sicherer wird man viele Lebenserscheinungen als einfach nothwendige Folgen der wenigen wesentlichen, specifischen Eigenschaften des Organismus erkennen.

Ich will nicht für jeden einzelnen der früher besprochenen Organismen solche Betrachtungen über Zweckmässigkeit oder einfache Nothwendigkeit seines Verhaltens weiter ausführen. Dagegen möchte ich die ganz allgemeine Frage nach der Bedeutung der Fortpflanzung berühren — ein Gebiet, auf welchem der jetzigen Sachlage nach die subjective Deutung vorherrschen muss. In den zahlreichen und ausführlichen Erörterungen über diese Frage wird die sexuelle Fortpflanzung meist allein berücksichtigt. Abgesehen davon, dass bei den niederen Organismen der Geschlechtsprocess vielfach fehlt, hat bei ihnen die ungeschlechtliche Fortpflanzung unbestreitbar eine ausserordentliche Wichtigkeit. Will man überhaupt versuchen, die Fortpflanzung von einem allgemeinen Standpunkt aus zu beleuchten, so müssen die verschiedenen Arten der Fortpflanzung in gleicher Weise herangezogen werden. Einer der wenigen, die darauf hingewiesen haben, ist Rolph (84, p. 125), der sich dahin äussert, dass geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung sich in ihrem Resultat nicht principiell unterscheiden. In neuerer Zeit hat Möbius (97, p. 8) für die Pflanzen mit Recht hervorgehoben, dass man eher unterscheiden müsse zwischen einer vegetativen Vermehrung durch Knospen und einer Vermehrung durch besondere Keime, gleich ob die letzteren auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege entstehen. Mit seiner Ansicht übereinstimmend, bezeichne ich nun nach der früher gegebenen Definition (s. p. 150) die Vermehrung durch beliebige, vegetative Theile als Wachsthum, diejenige durch bestimmt für den Zweck geformte Keime als Fortpflanzung. Das Hauptresultat meiner experimentellen Studien besteht in dem Nachweis des physiologischen Gegensatzes, der zwischen Wachsthum und typischer Fortpflanzung besteht; von ihm muss man für alles weitere ausgehen. Wohl hat Strasburger (94, p. 818) gewissermassen Recht, wenn er sagt:

die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane sorgen unter günstigen Entwickelungsverhältnissen für die rasche Vermehrung, während die geschlechtliche Fortpflanzung mehr der Erhaltung unter ungünstigen Verhältnissen dient. Aber es ist doch eine gemeinsame Eigenthümlichkeit jeder Fortpflanzung, auch der ungeschlechtlichen, dass sie nur unter Bedingungen auftritt, die eine geringere oder stärkere Beschränkung des Wachsthums herbeiführen. Die Fortpflanzung kann bei diesen niederen Organismen gar nicht, wie wenigstens für gewisse Fälle sicher nachgewiesen ist, unter den für das Wachsthum günstigen Bedingungen erfolgen.

Die Fortpflanzung ist eine Lebensthätigkeit, die den einfachsten Organismen in sofern abgeht, als diese sich nur durch beliebige vegetative Theile vermehren. Sie hat sich selbst erst aus der Theilung entwickelt, die eine Grundfunction des Lebens vorstellt. Leider existirt überhaupt keine Physiologie der Theilung; die Arbeiten über die Structuren der sich theilenden Kerne haben in dieser Richtung noch nichts geleistet. Aus diesem Grunde bin ich bei meinen früheren Erörterungen nicht auf das Verhältniss von Wachsthum und Theilung eingegangen, sondern habe diese mit jenem zusammengezogen. Später muss man auf die verschiedenartigen Bedingungen von Theilung und blosser Volumvergrösserung der Zellen und Individuen eingehen.

Wenn man gewöhnlich sagt: die Theilung ist ein Wachsthum der Zelle über ihr individuelles Maass hinaus, so ist das im Grunde doch eine Redensart. Man muss erst einmal versuchen, die Bedingungen aufzufinden, die die Zelle zur Theilung zwingen. Bei solchen Versuchen wird man erkennen, dass Volumvergrösserung und Theilung auf verschiedenen Bedingungen beruhende Functionen sind, die bis zu einem gewissen Grade selbstständig und unabhängig von einander sind. Der Unterschied von Theilung und typischer Fortpflanzung wird aber dadurch nicht berührt, wenn es auch von grossem Interesse ist Uebergänge bei niederen Organismen zwischen beiden festzustellen. Jene Form der Theilung, die Spaltung, die bei mehrzelligen Verbänden von Bakterien, Algen, Pilzen zur Vermehrung führt, hängt in gleicher Weise von der Aussenwelt ab wie die Bildung typischer Fortpflanzungsorgane. Die langen Fäden von *Hormidium* zerfallen in einzelne Zellen, wenn die äusseren Bedingungen für das Wachsthum ungünstig werden. Wo die Zellen nach jeder Theilung sich unmittelbar trennen, wie z. B. bei Flagellaten, Infusorien, müssen andere Bedingungen thätig sein; sie sind aber völlig unbekannt.

Beschränken wir uns hier auf die typische Fortpflanzung, so stellt diese ganz allgemein eine Reaction des Organismus gegenüber den für das Wachsthum ungünstigen Veränderungen der Aussenwelt dar; sie ist ebenso nothwendig dadurch bedingt, wie zugleich in hohem Grade zweckmässig für Vermehrung und Erhaltung. Bei vielen Pilzen und Algen beobachtet man, je nach der Art der Einwirkung von Aussen, verschiedene Fortpflanzungsarten; ich habe Kino-, Paulo- und Carposporen unterschieden. Die Kinosporen treten meist dann auf, wenn der Vegetationskörper an local beschränkten Stellen einem Nahrungsmangel oder einer anderen entsprechend wirkenden Veränderung, wie Temperatur, Lichtmangel (bei Algen) u. s. w. ausgesetzt wird, während im Uebrigen reichlich Nahrung zur Verfügung steht. Die Paulo- und Carposporen haben gemeinsam, dass ein allgemein in der Aussenwelt eintretender Nahrungsmangel etc. als Reiz auf den Vegetationskörper wirkt. Sie dienen daher sehr häufig in erster Linie der Erhaltung der Species. Die einfachste Form von Carposporen wie z. B. die Sporen von *Saccharomyces*, Bakterien, die Dauerzellen von Chytridien sind überhaupt von Paulosporen kaum zu trennen; ihr Unterschied tritt erst dann deutlicher hervor, wenn die Carposporen eine höhere Ausbildung erfahren. Wo beide Sporenformen bei dem gleichen Pilz vorkommen, sind die Paulosporen diejenigen Organe, die unter den für das ganze Leben überhaupt ungünstigen Bedingungen entstehen, während die Carposporen nur bei besonderen äusseren Umständen gebildet werden. Den Carposporen muss daher noch eine besondere Bedeutung zukommen, die aber heute nicht klar anzugeben ist; voraussichtlich hängt sie zusammen mit jenen Leistungen der Sporen, die bei der Besprechung der geschlechtlichen Fortpflanzung in Frage kommen.

Der Vermehrung und der Erhaltung der Species zu dienen, wie es bald mehr den Kino-, bald mehr den Paulo- oder Carposporen zukommt, kann nicht die ganze Bedeutung der Fortpflanzung umfassen. Eine neue Seite bietet sich der Betrachtung dar, wenn man die früher von mir erwähnten einfachen Organismen berücksichtigt, die ein begrenztes Wachsthum haben und daher zu Grunde gehen müssen, wenn sie sich nicht fortpflanzen dürfen. Als Beispiel habe ich die cylindrischen Zellen von *Hydrodictyon utriculatum* angeführt (s. p. 157). Für solche Organismen erscheint die Fortpflanzung als die Rettung vom Tode; aber nicht bloss die geschlechtliche, sondern ebenso die ungeschlechtliche Form durch Zoosporen

vermag das zu leisten. Worin besteht in diesen und ähnlichen Fällen die lebenerhaltende Wirkung der Fortpflanzung? Wenn man hier mit poetischem Ausdruck von ihrer lebenverjüngenden Kraft sprechen will, so wird damit für unser Verständniss nichts gesagt, so lange nicht zu begreifen ist, was verjüngt werden soll. In einem berühmten Buche hat Al. Braun (50) nicht bloss jede Fortpflanzung, sondern auch die Bildung von Knospen, das vegetative Austreiben der Stauden etc. als eine Verjüngung bezeichnet; er meint damit ein Zurückgehen auf einen früheren Lebenszustand, wodurch ein Ausgangspunkt für neues Fortschreiten gewonnen wird. Sowie Braun versucht das Wesentliche des Vorganges anzugeben, verliert er sich in schön klingende Worte, die für uns heute eines Inhaltes entbehren, wie „innere Sammlung, ein neues Schöpfen aus dem eigenen Lebensgrund, ein erneutes Sichbesinnen“ u. s. w. In neuerer Zeit haben Bütschli und Maupas von einer Verjüngung bei den Infusorien gesprochen, und Bütschli hat sich über das Wesen des Vorganges bestimmte Gedanken gemacht, die hier zunächst ausser Acht fallen, da sie nur die sexuelle Form der Fortpflanzung betreffen. Für Hydrodictyon und ähnliche Organismen bedeutet die ungeschlechtliche Fortpflanzung ebenso eine Lebenserneuerung, ja eine Rettung vom Tode wie die geschlechtliche. Ich habe die Möglichkeit betont, dass die Zunahme des Zellsaftes bei der Vergrösserung der Zelle im Verhältniss zu dem immer dünner werdenden Plasmabeleg Bedingungen schafft, die die gesammte Lebensthätigkeit mehr und mehr einschränkt. Aber man könnte an viele andere Möglichkeiten denken; man könnte z. B. vermuthen, dass im Zellsaft sich allmählich schädliche Stoffwechselproducte ansammelten, die den weiteren Stoffwechsel hemmen. Bei der Zoosporenbildung kommt nichts Neues von Aussen in die Zelle, keine neue Energie in irgend einer Form. Die völlige Umlagerung dagegen, die mit dem Process verbunden ist, bei der der ganze Zellsaft, die Zellwand, ja wie es scheint, sogar die ursprüngliche Hautschicht des Protoplasmas ausgeschieden wird (Klebs 91), bewirkt wieder neue Lebens- und Wachsthumsfähigkeit. Möglicherweise gelingt es später, diese Regeneration auf künstlichem Wege ohne Fortpflanzung zu erreichen, indem man z. B. die Zelle theilt. Man kann sie mit Hülfe der Plasmolyse in einzelne kernhaltige Stücke zerlegen; bisher war es nicht möglich, diese zu einem neuen Wachsthum zu bringen. Nach den augenblicklichen Kenntnissen wird man die Bedeutung der Fortpflanzung in solchen Fällen darin

suchen, die infolge längeren Wachsthums geschaffenen, ungünstigen Bedingungen im Innern der Zellen durch die mit dem Process verbundenen Umlagerungen zu beseitigen.

Gehen wir zu Organismen über, die sich auf vegetativem Wege zu theilen vermögen. so können auch bei diesen solche ungünstigen Bedingungen in Folge fortgesetzter Theilung entstehen, so dass die weitere Theilung gehemmt wird. Das interessanteste Beispiel dieser Art würden die Diatomeen geben, wenn die herrschende Ansicht über ihren Entwickelungsgang richtig ist (s. p. 156). Die verkieselte Membran solcher Arten wie *Melosira* etc. vermag nicht zu wachsen; die durch Theilung entstehenden Zellen werden immer kleiner, und wenn die Auxosporenbildung nicht erfolgt, so muss der Tod eintreten. Die Auxosporenbildung erfolgt gerade bei Arten von *Melosira* etc. rein ungeschlechtlich, bei andern durch einen Verschmelzungsprocess. In beiden Fällen wird die erste Kieselhaut abgestossen, eine neue Membran entsteht, die fähig ist, in der ersten Zeit zu normaler Grösse heranzuwachsen, bis ihr Wachsthum durch zu starke Kieseleinlagerung gehemmt wird. Ausser der Membranbildung finden überdies noch andere Umlagerungen in der lebenden Zelle statt; alles wirkt zusammen, die Nachtheile der Membranverkieselung, die wahrscheinlich auf andere Processe als bloss das Wachsthum hemmend einwirkt, zu beseitigen, neue günstige innere Bedingungen zu schaffen.

Andere Algen und die meisten Pilze vermögen nach den früher besprochenen Versuchen anscheinend unbegrenzt zu wachsen und sich auf vegetativem Wege zu vermehren (s. p. 155). An und für sich ist theoretisch nicht einzusehen, warum ein beständiges Wachsthum unter allen Umständen Nachtheile nach sich ziehen muss, die schliesslich den Tod herbeiführen (vergl. auch Weismann 86 p. 48). Vielfach begegnet man der Meinung, dass eine functionelle Abnutzung der lebenden Substanz stattfindet. Bütschli (Protoz. p. 1637) hat den Gedanken ausgesprochen, dass eine solche Abnützung eines wesentlichen Kernstoffes, des Chromatin (Nuclein), mit lebhafter Theilung verbunden sei. Gegen diese Anschauung möchte ich mich ganz principiell aussprechen. Nur ein einziges Beispiel einer Pflanze, die Jahre, Jahrzehnte, ja Jahrhunderte nur vegetativ sich vermehrt, genügt für den Nachweis, dass eine solche Abnützung nicht nothwendig erfolgen muss. Noch beweisender ist das Verhalten der grünen Chromatophoren, die seit der ersten Entstehung grüner Organismen bis heute functionirt und

sich dabei nur durch Theilung vermehrt haben. Wenn die Chromatophoren das vermögen, so werden dazu die Kerne nicht minder im Stande sein. Das Chromatin des Kernes scheint nun überhaupt die ihm so häufig zugeschriebene Rolle eines Trägers der Vererbungssubstanz nicht zu besitzen; es ist eine plastische Substanz, die je nach Bedürfniss zerspalten und wieder regenerirt wird. Sei dem wie ihm wolle, die im Plasma wie im Kern anzunehmende lebende Substanz kann sich unbegrenzt weiter vermehren, wenn von Aussen die nöthige Energie zugeführt wird. Wir sehen aber, dass in gewissen Fällen in Folge der Lebensthätigkeit ungünstige Bedingungen in der Zelle geschaffen werden, die die lebende Substanz in ihrer Thätigkeit hemmen können. Die Umlagerungen bei der Fortpflanzung können diese Nachtheile beseitigen, so dass die Lebenssubstanz wieder in ihrer Thätigkeit fortfahren kann. Nun kann man folgern, dass solche durch die Fortpflanzung hervorgerufenen Umlagerungen und Veränderungen für die Organismen mit unbegrenztem Wachsthum zwar nicht absolut nothwendig, aber doch sehr vortheilhaft sein können. So ist es z. B. der Fall bei dem Milzbrandbacillus, der nach den Versuchen sich unbegrenzt durch Theilung vermehren kann. Wenn aber in der künstlichen Kultur durch ungünstig wirkende äussere Einwirkungen innere Bedingungen geschafft werden, die den Organismus schwächen, z. B. seine Fortpflanzungsfähigkeit hemmen, so können durch den Process der Sporenbildung, die damit veranlassten Umänderungen in der Zelle, die ungünstigen Bedingungen, beseitigt werden; der Organismus ist wieder in allen Beziehungen kräftiger geworden (s. p. 113). Je nach der Organisation der Arten wird dieser Vortheil durch die Fortpflanzung bald grösser, bald geringer sein; bis jetzt fehlt uns die richtige Methode, den Wirkungsgrad sicher zu beurtheilen.

Während in der bisherigen Betrachtung die ungeschlechtliche Fortpflanzung betont worden ist, wende ich mich jetzt zu der geschlechtlichen; sie hat in immer steigendem Maasse in der Reihe der Organismen an Bedeutung gewonnen. Schon unter den Algen giebt es zahlreiche Beispiele eines hoch ausgebildeten, geschlechtlichen Processes Auf der anderen Seite nöthigen die bis jetzt bekannten Thatsachen zu der in der Botanik herrschenden Anschauung, dass die geschlechtliche Fortpflanzung sich aus der ungeschlechtlichen entwickelt hat wie diese aus der einfachen Theilung. Da dieses Thema schon so oft besprochen worden ist, will ich hier nur kurz die wesentlichen Gründe angeben.

1. Die Carposporen entstehen ungeschlechtlich z. B. bei den endosporen Bakterien, den *Saccharomyces*-Arten.

2. Die Carposporen nahverwandter Organismen entstehen bei der einen Form ungeschlechtlich, bei der anderen geschlechtlich.

Ich erinnere an die Auxosporenbildung bei den Diatomeen, an die Dauerzellenbildung bei den Chytridiaceen. Sehr lehrreich sind unter den Pilzen die Entomophthoreen. Die Carposporen entstehen sexuell bei *Empusa conica*, *ovispora*, *curvispora*, *Basidiobolus ranarum*, asexuell bei *Entomophthora*-Arten, während bei *Empusa Grylli* beide Entstehungsweisen vorkommen (Thaxter 88).

3. Die sexuelle Entstehung der Carposporen bei Algen und Pilzen ist nicht unbedingt erforderlich, sondern in verschiedenem Grade facultativ; es hängt von äusseren Bedingungen ab, ob die Carposporen sexuell oder asexuell gebildet werden.

Für eine Reihe von Algen wie *Protosiphon*, *Spirogyra*, *Cosmarium*, *Draparnaldia*, *Chlamydomonas* habe ich nachgewiesen, dass beide Geschlechtszellen unter bestimmten Bedingungen nicht verschmelzen, sondern jede für sich zu völlig normaler Carpospore wird. Unter den Pilzen ist die Parthenogenesis für mehrere Mucorineen von de Bary und van Tieghem festgestellt worden; bei *Sporodinia* gelang es mir, die asexuelle Entstehung der Carposporen sicher herbeizuführen. Selbst für die Infusorien hat R. Hertwig (89, p. 73) eine parthenogenetische Entwickelung nachweisen können.

4. Innerhalb einer natürlichen Verwandtschaftsgruppe beobachtet man eine allmähliche Steigerung des Geschlechtsprocesses von einfacher Conjugation bis zu oogamer Befruchtung.

Das bekannteste Beispiel dafür liefern die Volvocineen mit Einschluss der Chlamydomonadinen; andere Beispiele siehe bei Möbius 97, Cap. V.

5. Innerhalb einer natürlichen Verwandtschaftsgruppe beobachtet man eine allmähliche Verkümmerung des Geschlechtsprocesses.

Sehr bekannt sind in dieser Beziehung die Saprolegnieen seit den Forschungen de Bary's (81). Bei der einfachsten Form *Pythium* existirt eine deutliche Befruchtung der Eizelle durch einen Bestandtheil des Antheridiums. Bei gewissen *Saprolegnia*-Arten sendet das Antheridium noch einen Befruchtungschlauch in den Eibehälter, soll aber keine Befruchtung ausführen. Bei anderen Arten ist das Antheridium noch vorhanden, ist aber nicht

mehr im Stande in das Oogonium einzudringen. Schliesslich giebt es Arten, die überhaupt keine Antheridien erzeugen. Nach den Arbeiten von Trow (95, 99) findet bei den Arten mit Befruchtungsschlauch noch eine Befruchtung statt. Nach meinen Untersuchungen hat aber bei solchen Arten das Antheridium keine entscheidende Bedeutung, da es sehr leicht gelingt, die Antheridienbildung völlig zu unterdrücken, wobei trotzdem die Oosporen normal ausgebildet werden.

Die Verhältnisse bei den Saprolegnien führen hinüber zu der interessanten Streitfrage in Bezug auf den Geschlechtsprocess bei den höheren Pilzen, den Ascomyceten und Basidiomyceten. Die Literatur darüber ist in der neuesten zusammenfassenden Arbeit von Wager (99) zu finden. Für einzelne Ascomyceten wie *Dipodascus*, *Eremascus*, die Laboulbeniaceen ist die Verschmelzung zweier Zellen nachgewiesen oder sehr wahrscheinlich; bei anderen Formen sind Organe vorhanden, die der Homologie nach als sexuelle aufzufassen sind, ohne dass eine Befruchtung nachgewiesen oder wahrscheinlich wäre. Viele Ascomyceten entwickeln sich anscheinend ohne Sexualprocess, ebenso wie nach den Forschungen Brefeld's die Basidiomyceten. Eine neue Wendung hat die Frage nach der Sexualität bei den höheren Pilzen durch Dangeard (93, 95) erfahren. Nach dessen eingehenden Forschungen, die durch Rosen, Sappin-Trouffy, Poirault und Raciborski, Wager u. A. bestätigt und erweitert worden sind, findet in den jungen Asci, Basidien, Carposporen von Ustilagineen eine Verschmelzung zweier oder mehrerer Kerne statt. Dangeard fasst diesen Vorgang als einen Sexualact auf. Strasburger (94, p. 864) ist eher geneigt, ihm eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzuschreiben, während Wager ihn nur für eine Art Ersatz der wahren geschlechtlichen Fortpflanzung ansieht. Die ganze Lehre Dangeard's von dem Sexualact bei den höheren Pilzen würde mit einem Schlage beseitigt sein, wenn die Beobachtungen Harper's (95) an *Sphaerotheca* richtig sind. Bei diesem Pilz findet nach Harper eine Befruchtung mit Kernverschmelzung zwischen Oogonium und Antheridium statt; aus dem befruchteten Oogonium entsteht ein wenigzelliger, ascogener Faden, dessen letzte Zelle zwei Kerne enthält. Nach Verschmelzung dieser Kerne wandelt sich die Zelle in einen Ascus um. Dangeard (96) bestreitet die Richtigkeit der ersten Kernverschmelzung, obgleich die Zeichnungen Harper's den Vorgang deutlich genug zeigen; man wird abwarten müssen,

bis eine Nachprüfung von dritter Seite erfolgt. Aber auch unabhängig von der Lösung dieser Streitfrage muss man sich gegen die Auffassung Dangeard's wenden. Man muss sich doch daran halten, dass, wo wir Sexualität beobachten, zwei vorher getrennte selbstständige Zellen sich mit Hülfe besonderer Einrichtungen vereinigen. In der einfachen Kernverschmelzung, in den Asci und Basidien, wobei manchmal 6—8 Kerne sich vereinigen (Wager 99, p. 586), einen Geschlechtsprocess zu sehen, dazu fehlt jede Analogie; überdies sind doch Kernverschmelzungen in einer Zelle als sicher asexuell allgemein bekannt. Auch heute noch kann man den wesentlichen Charakter einer geschlechtlichen Befruchtung in der Vereinigung zweier solcher gesonderter Zellen sehen, bei der neben der Vermischung plasmatischer Substanzen eine solche der Kerne stattfindet. Bei der local und zeitlich beschränkten Conjugation der Zellen von Infusorien erfolgt nach Maupas wesentlich nur ein Austausch je eines der Abkömmlinge des Micronucleus, der dann mit dem in der Zelle zurückgebliebenen Abkömmling verschmilzt. Auf den Austausch und die Vereinigung plasmatischer Substanzen ist aber dabei nicht geachtet worden, obwohl ein solcher Vorgang doch höchst wahrscheinlich ist.

Ob später für die Carposporenbildung höherer Pilze sexuelle Processe nachgewiesen werden oder nicht, ist nicht so wesentlich für die hier vertretene Auffassung, dass die geschlechtliche Fortpflanzung zwar eine sehr verbreitete, aber nicht nothwendige Form der Fortpflanzung ist. Für die Hauptfrage nach der Bedeutung der Sexualität muss man meiner Meinung nach davon ausgehen, dass durch sie nichts principiell Neues erworben ist, was nicht bei manchen Organismen ebenso durch die ungeschlechtliche Fortpflanzung erreichbar ist (Klebs 95, p. 14). Die Frage kann nur lauten: Was für Vortheile sind mit der geschlechtlichen Fortpflanzung gegenüber der rein ungeschlechtlichen verbunden, um die grössere Bedeutung der ersteren zu erklären? Die Frage ist heute noch völlig ungelöst. Thatsächlich wissen wir darüber nichts und sind angewiesen auf ein mühevolles und doch so wenig erfolgreiches Herumirren und Herumrathen.

Die wesentlichste Aufgabe einem solchen Problem gegenüber ist, die richtigen Angriffspunkte zu finden, um es mit Hülfe von Experimenten anzupacken. Die niederen Organismen könnten dafür ein richtiges Material abgeben, insofern bei ihnen geschlechtliche

und ungeschlechtliche Fortpflanzung gleichzeitig vorkommt. Man müsste doch wenigstens entscheiden können, worin der Unterschied der beiden Fortpflanzungsweisen besteht, nach welcher Richtung hin die Sexualität wesentliche Vortheile schafft. In erster Linie würden für den Vergleich solche Fälle in Betracht kommen, bei denen z. B. die Carposporen sowohl sexuell wie asexuell entstehen können, wie bei *Spirogyra*, *Sporodinia* etc. Für die Alge *Protosiphon* lässt sich ein sehr deutlicher Unterschied erkennen; die Schwärmer, welche ungeschlechtlich zur Ruhe kommen, können sich sofort weiter entwickeln, das Product der Vereinigung zweier Schwärmer ist anders gebaut und muss eine Ruhezeit durchmachen. In der Mehrzahl der Fälle verhalten sich die Carposporen, seien sie geschlechtlich oder ungeschlechtlich entstanden, anscheinend gleich. Aber der Versuch ist eben, weil er mit sehr grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, bisher nie durchgeführt worden, beide Arten von Carposporen unter den gleichen äusseren Bedingungen zur Weiterentwickelung zu bringen und die Nachkommen genau zu vergleichen. Mit grosser Wahrscheinlichkeit wird man vermuthen dürfen, dass die Zygoten mit doppelter Plasmamasse und vereinigten Zellkernen für längere Ruhezeit und vor allem für die Bildung kräftiger Nachkommen viel besser ausgerüstet sind als die Parthenosporen. In diesem Sinne habe ich früher in der Gewinnung einer grösseren Kraftmenge einen Vortheil der Sexualität gesehen. Es ist ferner denkbar, wie Weismann (86, p. 52) ausführt, dass für die erste Entstehung des Geschlechtsprocesses dieser Vortheil eine wichtige Rolle gespielt hat. Aber selbstverständlich kann damit die Bedeutung der Sexualität selbst für niedere Formen nicht erschöpft sein; der Vortheil kommt für die höheren Formen wohl überhaupt nicht in Betracht. Das gilt doch schon für die Conjugation der Infusorien. Für diese Organismen sieht Bütschli (Protoz. p. 1642) den Zweck des Vorganges in einer „Verjüngung“, durch die die geschwächte Theilungsfähigkeit wieder hergestellt wird, und er hat versucht, sich davon eine bestimmte Vorstellung zu machen. Nach seiner Meinung wird bei der Zweitheilung der Infusorien die Theilung der Zellkerne in zwei gleiche Theile, die er als etwas Wesentliches auffasst, nicht vollkommen erreicht. Bei steigender Vermehrung wird die Ungleichheit der Kerne immer auffallender, es finden sich Zellen, deren Zellkern reich an Chromatin, andere, deren Zellkern arm daran und reich an Achromatin sind. Durch die Ver-

schmelzung zweier Zellen mit so ungleich beschaffenen Zellkernen wird der Normalzustand für eine Zeit lang wieder erreicht. Ich habe schon (s. p. 159) erwähnt, dass die einzige thatsächliche Stütze — die Abnahme der Theilungsfähigkeit vor der Conjugation, die Steigerung nach ihrem Verlauf — von Maupas und R. Hertwig bestritten wird. Auch habe ich mich principiell gegen die Annahme einer wirklichen Abnutzung von lebender Substanz ausgesprochen. Aber es wäre doch möglich, dass die Conjugation in ähnlichem Sinne wie die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydrodictyon* und gewissen Diatomeen sehr wesentliche Vortheile für die Infusorien bedingt, indem die durch den Process veranlassten Umlagerungen und Veränderungen nachtheilig wirkende Einflüsse im Innern der Zelle beseitigen. Es ist nicht nöthig, ja nicht einmal wahrscheinlich, dass solche Einflüsse durch die Wachsthums- oder Theilungsprocesse hervorgerufen worden sind. Die grosse Empfindlichkeit der Infusorien gegenüber Einwirkungen der Aussenwelt kann doch nur darauf beruhen, dass durch diese sehr leicht ungünstige Veränderungen innerhalb der Zelle veranlasst werden. Wenn nun durch den Reiz des Nahrungsmangels die Conjugation in Bewegung gesetzt wird, so können sehr wohl gewisse ungünstige Veränderungen, die vorher herrschten, durch günstige ersetzt werden, in ähnlichem Sinne wie ich es für die Sporenbildung des Milzbrandbacillus geschildert habe (s. p. 188). Der ganzen Frage wird man näher treten können, wenn die von R. Hertwig gemachten Beobachtungen weiter verfolgt werden. Hertwig (89, p. 73, vergl. auch 99), gelang es ein Conjugationspaar von *Paramaecium* nach den ersten Stunden der Vereinigung zu sprengen und die beiden Paarlinge jedes für sich zu kultiviren. Diese an dem eigentlichen Geschlechtsprocess gehinderten Zellen vermehrten sich, wie Hertwig angiebt, äusserst energisch und erhielten sich monatelang lebenskräftig. Bei einem Vergleich des Verhaltens einer Zelle, die kurz vor der Conjugation steht, aber sich nur vegetativ vermehren darf, mit einer Zelle, die sich wie im Versuch von Hertwig parthenogenetisch entwickeln muss, und mit einer dritten Zelle, die direct aus einer Conjugation hervorgeht, könnte man vielleicht erkennen, in welcher Beziehung die Parthenogenesis der vegetativen Theilung und die Conjugation der Parthenogenesis überlegen ist. Wenn überhaupt der Fortpflanzung gegenüber der vegetativen Vermehrung die Bedeutung zukommt, durch Umlagerung der Theile neue günstige Bedingungen für die Thätig-

keit der lebenden Substanz zu bewirken, so wird man annehmen dürfen, dass die geschlechtliche Vereinigung zweier Zellen in dieser Richtung noch viel wirkungsvoller ist, als die ungeschlechtliche Fortpflanzung; ein näherer Nachweis dafür fehlt allerdings bis jetzt.

Aber auch die Annahme einer solchen Verjüngung des Organismus kann die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht erschöpfen Sie wird noch in anderen Beziehungen der ungeschlechtlichen überlegen sein. Zwei entgegengesetzte Anschauungen suchen die besondere Bedeutung der Sexualität in ihrer vortheilhaften Wirkung auf die Art- und Varietätenbildung. Nach der einen Ansicht, deren Hauptvertreter in neuerer Zeit Weismann (vergl. z. B. 91) ist, liegt in der Vermischung zweier Zellen mit individuell verschiedenen Eigenschaften eine wesentliche Quelle der Variabilität. Dagegen sehen andere Gelehrte z. B. Strasburger (84, p. 140) u. a. gerade in der Befruchtung das geeignetste Mittel die Speciescharaktere zu bewahren und die durch neue Variationen herbeigeführten Unterschiede wieder auszugleichen. Es ist auch schon versucht worden, die beiden Anschauungen zu vermitteln; nach Möbius (97, p. 203) wird durch die Kreuzung zweier Individuen der gleichen Art der Typus der Art leichter erhalten, während durch die Kreuzung zweier verschiedener Arten die Bildung neuer Arten erleichtert wird. Die Erfahrungen bei den niederen Organismen geben bisher keine richtigen Handhaben, das Problem erfolgreich zu bearbeiten. Man hat noch nie Versuche angestellt um zu entscheiden, wie sich die Nachkommen von Kino- und Carposporen oder von Parthenosporen und Zygoten hinsichtlich der Variabilität verhalten. Ohne hier weiter auf die Frage einzugehen, bei denen die Verhältnisse der höheren Organismen herangezogen werden müssten, will ich nur noch auf die neueste Theorie der Sexualität Dangeard's eingehen, da diese sich auf die Erscheinungen bei niederen Organismen stützt.

Dangeard (99) geht davon aus „que la reproduction sexuelle n'est qu'une modification de l'autophagie primitive". Bei einfachen Organismen, wie den Chlamydomonaden, haben die Gameten die gleiche Structur wie die Zoosporen; bei der Befruchtung verschmelzen zwei gewöhnliche Zellkerne, so dass der verdoppelte Zellkern 2 n Chromosomen besitzt. Die Reduction der Kernsubstanz bei der Keimung ist erst eine Folge der Kernverschmelzung, wie bereits Strasburger (94, p. 823) mehrfach aus einandergesetzt hat. Der Grund für die sexuelle Vereinigung liegt nach

Dangeard in einer Schwächung der sexuellen Elemente oder in einer Art von Hunger. Zwei Möglichkeiten bieten sich dar, die geschwächten Geschlechtszellen zur Entwickelung zu bringen; sie vereinigen sich zu zweien „elles se mangent reciproquement" oder sie erhalten von Aussen Energie in Form von Nahrung, Wärme etc. und entwickeln sich parthenogenetisch. Als Stütze für die letztere Behauptung zieht Dangeard meine Beobachtungen über künstliche Parthenogenesis bei Algen heran. Bei den Organismen mit gesonderten, männlichen und weiblichen Geschlechtszellen fehlen den ersteren „les éléments d'assimilation"; den letzteren fehlt die Energie. Nun soll aber der Zuwachs von Energie doch nicht das Wesentliche der Vereinigung sein, sondern nur die Verschmelzung der vorher reducirten Zellkerne. Halten wir uns an die klarer ausgesprochenen Ideen Dangeard's bezüglich der Conjugation gleichartiger Zellen, so lässt sich leicht zeigen, wie sie auf einer unrichtigen Deutung der Thatsachen beruhen. Wenn die Geschlechtszellen von *Sporodinia* durch Sauerstoffmangel oder zu hohe Temperatur oder zu trockene Luft zu Parthenosporen umgebildet werden, so kann unmöglich ein Zuwachs von Energie dabei im Spiele sein. Die äusseren Einflüsse verhindern die Conjugation; die Geschlechtszellen sind mit allem Nöthigen versehen, um zu Carposporen zu werden. Die ganze Annahme von geschwächten hungernden Gameten ist rein willkürlich. Bei den Geschlechtszellen von *Spirogyra*, *Protosiphon* lassen sich die Gameten durch Salzlösungen zur Parthenogenesis zwingen; aber auch hier kommt wesentlich die wasseranziehende Kraft der Salze in Betracht, die die Vereinigung hindert. Sehr lehrreich ist das Verhalten der Schwärmer von *Protosiphon* (Klebs 96, p. 212). In Salzlösungen copuliren die Schwärmer nicht, sondern entwickeln sich parthenogenetisch; wenn man im richtigen Moment die Salzlösung durch reines Wasser ersetzt, erwacht wieder die Copulationsfähigkeit. Die eine Grundlage der Anschauung Dangeard's, die Annahme von in ihrer Energie geschwächten Geschlechtszellen, ist unerwiesen und bereits durch bekannte Thatsachen widerlegt. Auf eine Hauptfrage, warum solche Geschlechtszellen eigentlich geschwächt sein sollen, geht Dangeard überhaupt nicht ein. Nach meinen früheren Darlegungen tritt die ungeschlechtliche resp. geschlechtliche Bildung von Kino-, Paulo- oder Carposporen dann ein, wenn äussere Bedingungen in bestimmter Weise das Wachsthum ungünstig beeinflussen. Solche Bedingungen schwächen weder noch stärken sie

direct die Organismen; sie bewirken als Reize innere Umlagerungen, die zur Bildung der Sporen führen. Für die geschlechtlich sich vereinigenden Zellen kann sich, wie ich vorher erläutert habe, eine Stärkung ergeben, ohne dass aber nothwendig eine vorhergehende Schwächung der Zellen erforderlich oder vorhanden wäre.

Die ganze Idee der sexuellen Autophagie leidet an einer grossen Unklarheit, weil eben doch verschiedene Dinge dabei vermengt werden; vergl. Strasburger (00, p. 90). Schon Rolph (84, p. 136) hat die Auffassung vertheidigt, dass der Conjugationsvorgang bei den niederen Organismen nur eine besondere Form der Nahrungsaufnahme sei, welche bei sinkendem Angebot von Nahrung oder bei gesteigertem Nahrungsbedürfniss oder bei Mangel an Licht etc. eintritt; es ist eine Isophagie, welche an Stelle der Heterophagie tritt. Die Isophagie (Rolph) oder Autophagie (Dangeard) kann man leicht beobachten, wenn man *Stylonichia*-Zellen hungern lässt; dann fressen in der That die grösseren Individuen die kleineren auf. Aber das wird man doch nicht als einen Conjugationsvorgang bezeichnen. Verdauung und Vereinigung lebender Substanzen sind verschiedenartige Vorgänge (Weismann 86, p. 51), und daran wird auch nichts geändert, wenn bei gewissen Organismen die beiden Vorgänge anscheinend ein ähnliches Resultat haben wie bei den Myxomyceten. Die Bildung der Plasmodien ist schon mehrfach als ein Sexualact aufgefasst worden, und Hartog (91) hat diese Form der Befruchtung als Plastogamie bezeichnet. Bei so eigenartigen Organismen ist es sehr schwer die von anderen Formen abstrahirten Begriffe anzuwenden; immerhin wäre es erlaubt von einer Vorstufe der Sexualität zu sprechen, die aber keine weitere Entwickelung erfahren hat. Das Plasmodium selbst entspricht aber doch thatsächlich einem Vegetationsorgan; es verhält sich den äusseren Bedingungen gegenüber analog einem Pilzmycelium, das auch vielfach Verschmelzungen, die sogenannten Fusionen, zeigt, und es kann als ein Mycelium ohne Zellmembran aufgefasst werden. Es wächst wie ein Mycelium, solange günstige Wachsthumsbedingungen herrschen; es fructificirt, wenn die Ernährung verändert wird (s. p. 98). Die Bedingungen der Plasmodienbildung sind noch nie untersucht worden. So weit meine bisherigen Erfahrungen ein Urtheil gestatten, ist eine Aenderung in der Ernährung neben anderen Bedingungen wie reichlicher Sauerstoffzutritt etc. dafür maassgebend. Gewisse Amöben, anstatt sich nur von Bakterien zu ernähren, bekommen einmal die Fähigkeit,

ihre kleineren Mitschwestern aufzufressen, zweitens diejenige, sich mit anderen bereits veränderten Amöben zu vereinigen. Ich besitze eine über zwei Jahre alte Kultur von Amöben, die sich immer nur als solche vermehren und erhalten, ohne von selbst zur Plasmodienbildung schreiten zu können; ähnliche Beobachtungen hat Ensch (99) gemacht. Die Verschmelzung ist augenscheinlich ein rascher wirkendes Mittel zur Vergrösserung der Plasmodien als Iso- oder Heterophagie oder directe Aufnahme gelöster Substanzen. Die Fähigkeit zur Verschmelzung hängt aber nicht von irgend einer Schwächung oder einem Hunger ab, wie Rolph voraussetzt. Die kräftigsten Plasmodien können sich vereinigen, wenn sie bei gleicher Ernährung und gleichen sonstigen äusseren Bedingungen bis zur directen Berührung zusammentreffen. Irgend welche Anziehung lässt sich weder bei den Amöben noch bei den Plasmodien nachweisen, und ist auch nicht nöthig anzunehmen. Selbst für die deutlich sexuelle Verschmelzung zweier Zellen, z. B. der Gameten von *Chlamydomonas* ist das Wirken einer Anziehungskraft weder festgestellt noch überhaupt wahrscheinlich (vergl. Pfeffer 84, p. 443). Der gar nicht zu vermeidende Zufall einer mechanischen Berührung kann schon zur Vereinigung genügen, wenn eine solche gemäss der Beschaffenheit der Zellen möglich ist. Die Art dieser Beschaffenheit ist unbekannt; aber die neueren Studien über den flüssigen Aggregatzustand des Plasmas, die Bedeutung der Oberflächenspannung für Ausbreitung, Bewegung, Vereinigung von Plasmamassen (vergl. Berthold 86, p. 107) weisen doch auf den richtigen Weg hin, auch den Verschmelzungsprocess selbst verstehen zu lernen. Die sich vereinigenden Zellen müssen eine sehr gleichmässige Beschaffenheit besitzen, damit die Spannung an der Berührungsfläche völlig aufgehoben wird. Auch solche Ueberlegungen führen wie die Erfahrungen über die Parthenogenesis zu der Verwerfung der Annahme, dass die beiden Gameten durch ein Bedürfniss nach Ergänzung zur Verschmelzung gebracht werden, wie Strasburger neuerdings (99, p. 90) annimmt; man muss vielmehr die Zellen als nicht ergänzungsbedürftig und wesentlich gleichartig betrachten, wobei gewisse individuelle Verschiedenheiten ruhig bestehen können. Bei etwas höher differenzirten Formen treten dann anziehende Kräfte zwischen den Geschlechtszellen ins Spiel; bei der Ausbildung männlicher und weiblicher Zellen geht die Anziehung von der passiven weiblichen Zelle aus, die damit die männ-

liche Zelle zu sich hinführt. Alle die auffallenden Unterschiede der beiden Geschlechtszellen sind, wie Weismann u. A. auseinander gesetzt haben, doch nur secundäre Erscheinungen, die mit der Arbeitstheilung zusammenhängen. Das Wesentliche des Befruchtungsvorganges würde darnach in der Vereinigung zweier nur individuell verschiedener Zellen bestehen. Weiter auf diese Probleme hier einzugehen, ist nicht beabsichtigt, da die eigentlichen Resultate meiner Arbeit nicht enger damit zusammenhängen.

Der ganze Abschnitt über die Bedeutung der Fortpflanzung offenbart nur wieder, wie wenig Mittel die Wissenschaft bisher besitzt, das verwickelte Problem an der richtigen Stelle anzufassen, wie sehr man auf blosses Deuten und Vermuthen angewiesen ist. Die mühevollen Untersuchungen über den Zellkern, deren Resultate anfangs so bedeutungsvoll für das Verständniss der Fortpflanzungs-Erscheinungen schienen, haben auch in diesen Fragen auffallend wenig weiter geführt. So wahrscheinlich es ist, dass dem Zellkern für die geschlechtliche Befruchtung eine wichtige Rolle zukommt, so unsicher muss die Kenntniss darüber bleiben, bis die Grundfrage nach der Bedeutung des Zellkernes im vegetativen Leben gelöst ist. Neben diesen Bestrebungen müssen andere hergehen, die direct die Fortpflanzung der physiologischen Erforschung unterwerfen. Hier bietet sich schon heute eine Menge offenliegender und aussichtsreicher Wege dar; das wenigstens hoffe ich durch diese Arbeit nachgewiesen zu haben.

Literatur-Verzeichniss.

95 Bachmann, J. Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Sporenbildung etc. Botan. Ztg. 1895.

99 — —. *Mortierella van Tieghemi.* Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1899.

66 Bary, A. de. *Mucor stolonifer* in Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze. 2. Reihe. Frankfurt 1866.

63 — —. Recherches sur les champignons parasites. Ann. d. Sc. nat. Sér. IV, T. 20, 1863.

81 — —. Untersuchungen über die Peronosporeen u. Saprolegnieen. Abh. Senckenberg Gesellsch. XII, 1881.

81a — —. Zur Kenntniss der Peronosporeen. Botan. Ztg. 1881.

84 — —. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884.

89 Behring. Beiträge zur Aetiologie des Milzbrandes I—II. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. VI, 1889.

89a —. Ueber asporogenen Milzbrand. Ebenda, Bd. VII, 1889.

95 Benecke, G. Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Botan., XXVII, 1895.

96 — —. Die Bedeutung des Kaliums und Magnesiums etc. Botan. Ztg. 1896.

86 Berthold, G. Studien zur Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

88 Beyerinck, M. W. Ueber das Cecidium von *Nematus Capreae* auf *Salix amygdalina.* Botan. Ztg. 1888.

94 — —. *Schizosaccharomyces octosporus.* Centralbl. für Bakteriologie, Bd. XVI, 1894.

84 Bonnier, G., et Mangin, L. Recherches sur la respiration et transpiration des Champignons. Ann. d. Sc. nat. Sèr. VI, T. 17, 1884.

50 Braun, Al. Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung. Programm Freiburg 1850.

71 Brefeld, O. Untersuchungen über die Entwickelung der *Empusa muscae* etc. Abh. der Naturf. Gesellsch. Halle 1871, XII.

74 — —. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft II, Leipzig 1874.

77 — —. Botan. Unters. Heft III, Leipzig 1877.

81 — —. Botan. Unters. Heft IV, Leipzig 1881.

83 — —. Botan. Unters. Heft V, Leipzig 1883.

88 — —. Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. Heft VII, Leipzig 1888.

89 — —. Unters. Heft VIII, Leipzig 1889.

91 — —. Unters. Heft IX—X, Münster 1891.

95 — —. Unters. Heft XI—XII, Münster 1895.

90 Buchner, H. Ueber die Ursache der Sporenbildung bei Milzbrandbacillen. Centralblatt f. Bakteriologie, Bd. VIII, 1890.

97 Bullot, E. Sur la croissance et les courbures du Phycomyces. Ann. de la Soc. belge de Microscop., Bd. XXI, 1897.

76 Bütschli, O. Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle etc. Frankfurt 1876.

87—89 — —. Protozoen. Bd. III, Leipzig 1887—89.

91 Cramer, E. Die Ursache der Resistenz der Sporen gegen trockene Hitze. Archiv für Hygiene, Bd. XIII, 1891.

94 Cramer, E. Die Zusammensetzung der Sporen von *Penicillium glaucum*. Ebenda Bd. XX, 1894.

93 Dangeard, P. A. Recherches sur la reproduction des Champignons. Le Botaniste. Sér. III. 1893.

95 — —. Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycetes. Ebenda, Sér. 4, 1895.

96 — —. La reproduction sexuelle dans la *Sphaerotheca Castagnei*. Ebenda, Sér. VI, 1896.

99 — — Théorie de la sexualité Ebenda, Sér. VI, 1899.

68 Darwin, Ch. Das Variiren der Thiere und Pflanzen. Uebersetzt von Victor Carus. Bd. II, 1868

83 Eidam, E. Beitrag zur Kenntniss der Gymnoasceen. Cohns Beiträge zur Biologie Bd III, 1883

83a — —. Zur Kenntniss der Entwickelung bei den Ascomyceten Ebenda, Bd. III, 1883

87 — — *Basidiobolus ranarum*. Ebenda, Bd. IV, 1887.

99 Ensch, N. Notes sur les Myxomycètes, aus Miscellanées biologiques dédiées à Giard. Paris 1899.

90 Elfving, Fr. Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors 1890.

78 Errera, L et Gevaert. Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs — Bull. de la Soc. de bot. de Belgique XVII. 1878.

96 — — L'optimum. Revue de l'Université de Bruxelles T I. 1895/96.

89 Eschenhagen, Fr. Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentrationen auf Schimmelpilze; Inaug.-Dissert von Leipzig. Stolp 1889

92 Fischer, Alf *Phycomycetes* in Rabenhorst Kryptogamenflora 2. Aufl. Bd I. Abth. 4. 1892

96 Flügge, C. Die Mikroorganismen; 3. Aufl Theil I. Leipzig 1896.

93 Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen Bd. II Marburg 1893.

98 Gräntz. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entwickelung einiger Pilze. Inaug. Dissert Leipzig 1898.

95 Harper, R A. Die Entwickelung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. der deutsch. bot. Gesell XIII. 1895

91 Hartog, M. Some Problems of Reproduction. Quart. Journ. of Microsc Sc. 1891.

83 Hansen, E. Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques II. Les ascospores etc. Comptes Rendues des trav. du lab. de Carlsberg. Vol. II. 1883.

97 — —. Biologische Untersuchungen über Mist bewohnende Pilze. Botan. Ztg. 1897.

99 — —. Neue Untersuchungen über die Sporenbildung bei den Saccharomyceten. Centralblatt f. Bakteriologie. Abth II. Bd. V, 1899.

95 Herbst Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung etc. Biol. Centralblatt. Bd. XV, 1895

89 Hertwig, R Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayerischen Akad. II. Bd. XVII, 1889.

99 — —. Was veranlasst die Befruchtung der Protozoen. Sitzber. d. Gesell. f. Morph. u. Phys. München 1899.

95 Herzberg, P. Vergleichende Untersuchungen über landwirthschaftlich wichtige Flugbrandarten — Zopf's Beiträge z. Phys. u Morph niederer Organismen Leipzig 1895

98 Jörgensen, M. Die Mikroorganismen der Gährungsindustrie. 4. Aufl. Berlin 1898.

98 Joukowsky, D. Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Conjugation bei *Ciliaten* Inaug.-Dissert. Heidelberg 1898.

99 Karsten, G. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeres-Untersuch. Kiel. Bd. IV. 1899.

90 Klebs, G. Ueber die Vermehrung von *Hydrodictyon*. Flora 1890.

91 — —. Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon*. Bot. Zeitg. 1891.

95 — —. Ueber einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1895.

96 — —. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

98 — —. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I, *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXII. 1898.

99 — —. Zur Physiologie etc. II, *Saprolegnia mixta*. Ebenda. Bd. XXXIII. 1899.

99a — —. Ueber den Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Centralblatt. Bd. XIX. 1899.

85 Klein. L. Ueber die Ursachen der ausschliesslichen nächtlichen Sporenbildung von *Botrytis cinerea*. Bot. Zeitg. 1885.

84 Kny, L. Die Beziehungen des Lichtes zur Zelltheilung bei *Saccharomyces*. Ber. d. Deutsch. bot. Gesell. Bd. II. 1884.

99 Kuckuck, P. Ueber Polymorphie bei einigen Phaeosporen. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

97 Lendner, Alf. Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons. Ann. de Sc nat. Sér. VIII. T. 3. 1897.

89 Mattirolo, D. Sul polimorfismo delle *Pleospora herbarum* etc Malphighia II, 1889.

88 Maupas, E. Recherches expérimentales sur la multiplication des infusories ciliés. Arch. de Zool. expér. Vol. VI. 1888.

90 — —. Le rajeunissement caryogamique dans les Ciliés. Ebenda. Vol. VII. 1890.

97 Migula, W. System der Bacterien. Bd I. Jena 1897.

98 — —. Ueber Abnahme und Regeneration der Sporenbildung. Zeitsch. f. angew. Microscopie. Bd. V. 1898.

92 Miquel, Recherches expérimentales sur la phys. la morph. et la path. des Diatomées Ann. de Micrographie. Paris 1892.

97 Möbius, M. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung. Jena 1897.

97 Oltmanns. Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.

99 — — im Referat über die Arbeit von Kuckuck. Bot. Zeitung. Abtheilg. II. 1899. p. 326.

84 Pfeffer, W. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Tübinger Unters. I. 1884.

95 — —. Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wiss. Botan. XXVIII. 1895.

79 — —. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. I. Leipzig 1897.

81 Pirotta, R. Sullo sviluppo della *Peziza Fuckeliana* e della Sclerotiorum. Nuovo Giorn. Bot. Ital. XIII. 1881.

77 **Pringsheim**, N. Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel. Jahrb. f. wiss. Bot. 1877.
96 **Raciborski**, M. Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise von *Basidiobolus*. Flora 1896.
69 **Raulin**, J. Etudes chimiques sur la végétation. Ann. d. Sc. nat. Sér. V. T. XI. 1869.
97 **Ray**, J. Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu. Revue génér. de Bot. T. IX. 1897.
70 **Reess**, M. Botanische Untersuchungen über die Alcoholgährungspilze. Leipzig 1870.
97 **Richards**. Die Beeinflussung des Wachsthums durch chemische Reize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897.
84 **Rolph**, W. H. Biologische Probleme. 2. Auflage. Leipzig 1884.
90 **Roux**, E. Bactéridie charbonneuse asporogène. Ann. de l'institut de Pasteur. T. IV. 1890.
93 **Roux**, W. Entwickelungsmechanik. Ergebn. d. Anat. u. Entwick. Bd. II. 1892. Sep. 1893.
60 **Sachs**, J. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. 1860. Gesammelte Abhand. I, 1892. S. 49.
80/81 — —. Stoff und Form der Pflanzenorgane I, 1882. II, 1882. Ebenda. Bd. II.
92 — —. Physiologische Notizen VII; Flora 1893.
86 **Schenk**, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
95 **Schostakowitsch**. Ueber die Bedingungen der Conidienbildung. Flora 1895. Inaug.-Diss. Basel.
97 —. Einige Versuche über die Abhängigkeit des *Mucor proliferus* von den äusseren Bedingungen Flora 1897.
96 **Schreiber**, O. Ueber die physiologischen Bedingungen der Sporenbildung bei *Bacillus anthracis*, *subtilis* und *tumescens*. Inaug.-Diss. Basel 1896.
77 **Spencer**, H. Die Principien der Biologie; übersetzt von Vetter. Bd. II. Stuttgart 1877.
84 **Stahl**. Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitung 1884.
97 **Stameroff**, R. Zur Frage über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Pflanzen. Flora 1897.
84 **Strasburger**, E. Theorie der Zeugung. Jena 1884.
94 — —. Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl. Biol. Centralblatt. Bd. XIV, 1894.
00 — —. Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung etc. Jena 1900.
88 **Thaxter**, R. The Entomophthoraceae of the United States. Boston 1888.
96 **Thiele**, R. Die Temperaturgrenzen der Schimmelpilze in verschiedenen Nährlösungen. Inaug.-Diss. Leipzig 1896.
73 **Tieghem van et Le Monnier**. Recherches sur les Mucorinées. Annal. d. Sc. nat. Sér. V, T. 17, 1873.
75 — —. Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ebenda, Sér. VI, T. 1, 1875.
76 — —. Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ebenda, Sér. VI, T. 4, 1876.
95 **Trow**, A. H. The Karyology of Saprolegnia. Ann. of Bot. IX, 1895.
99 — —. Observations on the Biology and Cytology of a new Variety of Achlya americana. Ebenda, XIII, 1899.
78 **Vines**, S. The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs. Arb. Würzburger Institut. Bd. II, 1878.

89 Vries, H. de. Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.
99 Wager, H. The Sexuality of the Fungi. Ann. of Bot. V., XIII, 1899.
86 Ward, M. The Morph. and Phys. of an aquatic Myxomycete Stud. from the biol Lab. of the Owens College. Vol. I, 1886.
91 Wehmer, C. Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Bot. Zeitung 1891.
93 — —. Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze. I, 1893.
99 Weil, R. Zur Biologie der Milzbrandbacillen. Inaug.-Diss. Bern 1899.
86 Weismann, A. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung. Jena 1886.
91 — —. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
98 Werner, C. Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Frankfurt a. M. 1898. Inaug.-Diss. Basel.
85 Wettstein, R. von. Untersuchungen über einen neuen pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers. Sitzber. Akad. der Wiss. Wien, II. Abth. 1885.
83 Wieler, A. Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Tübinger Unters, I, 1883.
73 Wiesner, J. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von *Penicillium glaucum*. Akad. d. Wiss. Wien. Abth. Math. 1873.
78 Zopf, W. Die Conidienfrüchte von *Fumago*. Nova Acta. Leop. Car. Bd. 40. 1878.
81 — —. Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Ebenda, Bd 42. 1881.
90 — —. Die Pilze; in Schenk's Handbuch der Botanik. Breslau 1890.
92 — —. Zur Kenntniss der Färbungsursachen niederer Organismen. Beiträge z. Phys. u. Morph. nied. Organism. Heft II, 1892.

Studien an der endotrophen *Mycorrhiza* von *Neottia Nidus avis* L.

Von

Werner Magnus.

Mit Tafel IV, V u. VI.

Einleitung.

Während die Cellularforschung auf botanischem und zoologischem Gebiet im Allgemeinen eine ziemlich gleichmässige Ausbildung gefunden hat, ist die Zellpathologie bisher fast ausschliesslich von zoologischer Seite in Angriff genommen worden. Den zahlreichen und eingehenden Untersuchungen auf thierischem Gebiete stehen nur wenige verstreute Angaben über das Verhalten des Zellleibes krankhaft afficirter pflanzlicher Gewebe gegenüber. Auch die kurzen Zusammenstellungen, z. B. Vuillemin[1]) und Tubeuf (95)[2]) enthalten so gut wie garnichts über die feineren Structurveränderungen der Zelle, zumal der Zellkerne, auf deren Verhalten gerade von medicinischer Seite grosser Werth gelegt wird. Erst in jüngster Zeit haben französische und italienische Forscher: Cavara (96), Dangeard (97), Molliard (97), einzelne isolirt stehende Kernveränderungen pathologischer Gewebe bekannt gemacht.

Vorliegende Arbeit stellt nun den bis zu einem gewissen Abschluss gediehenen Theil von Untersuchungen dar, die sich über das gesammte Gebiet pflanzlicher Hypertrophien und Hyperplasien, die unter natürlichen Bedingungen vorkommen, erstrecken, und zumal dem cytologischen Verhalten der Gallen ihre Aufmerksamkeit zuwenden. — Ursprünglich hatte es sich nur darum gehandelt, zu prüfen, in wieweit etwa in solchen Hypertrophien anomale Karyokinesen auftreten, die ja in thierischen Tumoren in so eigen-

1) Considérations géner. sur les maladies des végétaux. 1895.

2) Die Autornamen mit Jahreszahlen beziehen sich auf das Literatur-Verzeichniss.

thümlichen Formen gefunden werden. Bin ich auch in dieser Frage zu einem negativen Resultate gekommen, wie auch vor mir schon Strasburger[1]) bei den Gallen von *Chermes abietina*, so ergaben sich doch in den zahlreichen, geprüften Objecten Veränderungen des Zellleibes, zumal des ruhenden Zellkerns, in ungeahnter Mannigfaltigkeit. Es zeigte sich aber auch zugleich, dass die auftretenden Veränderungen keineswegs nur zufälliger Natur sind, sondern in engster Beziehung zu der gesammten Biologie der Erscheinung stehen. So musste vorerst ein specieller Fall möglichst eingehend nach seinen gesammten anatomischen und biologischen Verhältnissen geprüft werden, was bisher in keinem der in Betracht kommenden Fälle geschehen ist.

Verschiedene Umstände liessen die *Mycorrhiza* von *Neottia Nidus avis* als für diese Specialdarstellung am geeignetsten erscheinen. Obgleich die gewaltig hypertrophirten Kerne der Orchideen-Mycorrhizen und zumal von *Neottia* vielleicht die bekanntesten Kernhypertrophien pflanzlicher Zellen sind, fehlt doch jeder Versuch einer Entwickelungsgeschichte oder Deutung dieser so höchst auffälligen Gebilde, ebenso wie jedes Studium über die Beziehungen zwischen Pilz und Plasma. — Eine Summe von interessanten Fragen muss sich bei der Untersuchung eines so innigen Zusammenlebens zweier Organismen ergeben, in einer Zelle, die nach allen Richtungen von einem Pilz durchzogen ist. Ihre Beantwortung schien nach zwei Richtungen Resultate zu versprechen. Einmal konnte durch genaue anatomische Feststellung der Veränderungen des Pilzes in der Pflanze die nothwendige Vorbedingung zum Verständniss des *Mycorrhiza*-Organismus geschaffen werden, andererseits musste das genaue Studium des cytologischen Verhaltens der Zelle und zumal der Zellkerne neue Thatsachen aufdecken, die für die allgemeine Kenntniss zellphysiologischer Vorgänge nicht ohne Bedeutung sein konnten. — Von den Orchideen wurde gerade *Neottia* gewählt, weil bei dieser rein saprophytischen Pflanze die Symbiose einen viel höheren Grad der Differenzirung hervorgebracht hat, als bei nicht saprophytischen Orchideen. — Das in den meisten Entwickelungsstadien völlig undurchsichtige Plasma macht allerdings bei *Neottia* eine Untersuchung sehr schwierig, sodass Janse (96) meinte, vor dem Studium solcher saprophytischen Pflanzen, als aussichtslos, warnen zu müssen. Eine ausgiebige Benutzung der

1) Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., 1880.

Mikrotomtechnik setzte mich jedoch über diese Schwierigkeit fast hinweg[1]).

Vorliegende Untersuchung wurde begonnen im Sommer 1898 im Bonner botanischen Institut auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Strasburger, fortgesetzt im Winter im Berliner botanischen Institut des Herrn Schwendener, beendigt im Sommer und Herbst 1899 wieder im Bonner Institut. Den genannten hochverehrten Lehrern, die mir jederzeit vielfache Anregung und Unterstützung zu Theil werden liessen, sage ich meinen verbindlichsten Dank. Gern danke ich auch meinem Onkel P. Magnus für seinen mir stets liebenswürdig gewährten Rath, Herrn E. v. Leyden für Anregungen auf dem Gebiet der thierischen Pathologie, meiner Schwester Magda Magnus für die Ausführung vieler Tafelfiguren.

Berlin, 1. März 1900.

Capitel I.

Der Pilz.

In der Wurzel von *Neottia Nidus avis* L. beobachtete anscheinend zuerst Schleiden (49) den eigenthümlichen Inhalt der Rindenzellen, ohne ihn jedoch als Pilz zu deuten. Nachdem Schacht (54 a, b) und Prillieux (56) die Pilznatur erkannt, unterscheidet Reinke (73) den Schleim und Pilzfäden in den inficirten Zellen, und 2 Sorten Schleim in den Wurzeln der Orchideen, gleichzeitig erkannte Drude (73) die Constanz des Auftretens des Pilzes und sein ausschliessliches Vorkommen in einer bestimmten Schicht. Pfeffer (77) bestätigt dies und weist darauf hin, dass hier wohl irgend eine Anpassung zur Nahrungsaufnahme vorliegen müsse. Mollberg (84) widmet den Pilzen der Orchideenwurzeln eine vergleichende Untersuchung. Während er einen Zusammenhang zwischen den Klumpen und dem Pilz nicht erkennt, beschreibt ihn Wahrlich (86) in einer bei de Bary an ca. 300 Orchideen angestellten Untersuchung, als aus dem Pilz entstehend. Frank (87)

---

1) Es wurde durchaus das im Bonner botanischen Institut gebräuchliche Präparationsverfahren angewendet, in Fixirung, Einbettung und Färbung. Am ausführlichsten beschrieben: Hof, Vegetationspunkt. Botan. Centralbl. 1898.

bezeichnet mit Recht, als er das Vorkommen von Pilzen in Wurzeln auch für die Orchideen symbiontisch zu deuten versucht, Wahrlichs Resultate als nicht genügend und giebt selbst einige neue anatomische Details, denen weitere späterhin zugefügt werden, Frank (91, 92). Die Arbeiten von Johow (85, 89) über die chlorophyllfreien Humusbewohner bringen wenig diesbezüglich neues. Janse (96) stützt sich in seinem eingehenden Werk über die Wurzelendophyten bei den Orchideen fast durchaus auf Wahrlich und versucht eine Systematik der Orchideen-Mycorrhizen. Dangeard und Armand (97, 98) erkennen im Allgemeinen richtig die Art der Antheilnahme des Pilzes bei der Klumpenbildung, bei *Ophrys arachnifera.* Chodat und Lendner (98) geben Einzelheiten über das Mycel in *Listera cordata.* Mac Dougal (99 a) untersucht wieder zahlreiche Orchideen, bringt aber, indem er sich vielfach auf Dangeard stützt, anatomisch wenig neues, jedoch vielfach Ungenauigkeiten.

Infection, Jugendzustand in der Zelle; Haustorienfrage.

Alle Wurzeln von *Neottia Nidus avis* L. sind, sobald sie eine geringe Länge, höchstens 1 cm, erreicht haben, ganz ausnahmslos von einem Pilz bewohnt. Dieser Pilz lebt ausschliesslich innerhalb der Zellen und in 3 höchstens 4 concentrischen Zellschichten des Rindenparenchyms (Querschnitt, Fig. 21 Tafel V). — Unter der nicht pilzbewohnten 1- oder 2schichtigen Epidermis der Wurzel mit isodiametrischen oder kaum axial gestreckten Zellen folgt eine subepidermale, ebenfalls unbewohnte, mit den Epidermiszellen radial gleich breite Schicht, deren Zellen jedoch tangential doppelt so breit und etwa doppelt bis dreifach so lang sind. Daran schliesst sich die erste pilzbewohnte Schicht mit Zellen von anfangs etwas tangential gestrecktem, später fast isodiametrischem Querschnitt, die meist etwa so lang sind, wie die der Subepidermis. Gleichlang den Zellen der äusseren pilzbewohnten Schicht sind die der mittleren pilzbewohnten, während sie Anfangs einen erheblich radial gestreckten, später mehr isodiametrischen Querschnitt besitzen. Die Zellen der innersten pilzbewohnten Schicht sind etwa ein halb mal so lang, wie die der beiden anderen, und sind im Querschnitt tangential kaum breiter, radial doppelt so lang, so dass diese Zellen wie strahlig mit ihrer längsten Achse nach der Wurzelachse gerichtet sind. Das darauf folgende meist stärkereiche

unbewohnte Rindenparenchym besitzt im Querschnitt fast durchaus isodiametrische Zellen, die etwa 3 bis 4 mal so lang, wie die inneren pilzbewohnten Zellen sind, so dass sich die pilzbewohnten scharf von den nicht bewohnten schon in ihrer Form unterscheiden. — Ein Eindringen auch nur einer oder der anderen Hyphe weiter in das Rindenparenchym hinein, geschweige in den Centralcylinder, konnte niemals beobachtet werden. Dies ist um so auffälliger, als nur die Wurzel eine so ausgeprägte Localisirung des Pilzes zu bewirken vermag. Denn im Rhizom können von der etwa 14 Zellreihen starken Rinde bis 6 Zellreihen inficirt werden, die dann keinerlei Unterschied in Grösse und Form gegen die nicht inficirten besitzen. Wie so die Stelle der Infection nicht fest geregelt ist, bleibt auch das Rhizom stellenweise im Alter überhaupt pilzfrei. — Auch in den Stengel dringt der Pilz bis zu einer geringen Höhe vor, und werden hier die 5 ersten Zellreihen unregelmässig inficirt. — Eine ähnliche strenge Begrenzung der vom Pilz bewohnten Schichten ist von allen Orchideenwurzeln bewohnenden Pilzen nur für *Lecanorchis javanica* (Janse 96) bekannt, wo nur 2 Zellreihen der Wurzel den Pilz enthalten. Bei allen übrigen Orchideen dagegen können wohl ziemlich alle Rindenzellen inficirt werden, während jedoch auch hier immer der Centralcylinder pilzfrei bleibt.

Nicht so ausschliesslich hyphenfrei, wie die inneren Schichten des Rindenparenchyms ist bei *Neottia* die 2schichtige Epidermis. Kann auch oft in einer wohl entwickelten Wurzel kaum eine Zelle gefunden werden, die Hyphen enthält, treten in anderen Wurzeln solche Zellen, wenn auch noch immer sehr spärlich, auf. Da nur durch diese Zellen die einzige Verbindung des Pilzes nach Aussen stattfinden kann, existirt eine solche regelmässige Verbindung, die bisher allgemein angenommen und theoretisch weit verwerthet wurde, nicht[1]). Gerade auf diesen Punkt gerichtete, an zahlreichen Wurzeln vorgenommene Untersuchungen haben mich zu der Ueberzeugung gebracht, dass diese wenigen Verbindungen nur als Infectionsstellen des Pilzes aufzufassen sind und unmöglich eine ernährungsphysiologische Bedeutung, sei es für *Neottia*, sei es für den Pilz haben können. — Nur in seltenen Fällen waren zahlreiche nebeneinander liegende Epidermiszellen von Pilzhyphen erfüllt, doch kennzeichnete diese fleckenförmigen Stellen stets die schon

1) Siehe Abschnitt: „Der Gesammtorganismus", p. 262.

makroskopisch sichtbare braune Färbung als Anomalien. — In diesen Fällen, wie in den, wo nur einzelne spärliche Zellen inficirt sind, enthielten fast immer die darunter liegenden Zellen der dritten Zellreihe, die die Verbindung zu der eigentlichen pilzbewohnten Schicht herstellen müssten, nur todte Pilzelemente.

Die wenigen, mit dem in der Pflanze lebenden Pilze im Zusammenhang stehenden äusseren Hyphen, mit wenigen Scheidewänden und nicht allzu häufiger Schnallenbildung, haben stärkere Membran und etwas grössere Breite (durchschnittlich 4 μ zu 3 μ), als die in die Pflanze eingedrungene Partie. Sie kriechen meist nur eine kurze Strecke auf der Wurzel, die so im Gegensatz zu den meisten Humuspflanzen eine sehr hyphenfreie Oberfläche besitzt. Weiter in das Substrat hinein konnten die Hyphen nicht verfolgt, auch kein Zusammenhang mit irgend einer höheren Fruchtform oder Sporenbildung entdeckt werden, obgleich mir Material ziemlich des ganzen Jahres zur Verfügung stand. — Auch innerhalb der Pflanze wurde unter den verschiedenen Differenzirungen des Pilzes nichts gefunden, was sich als Fructification hätte ansprechen lassen, weder Fusicladien, noch Sporangiolen, noch Vesikel (dagegen Mac Dougal 99a), während es über den Rahmen der Arbeit hinausging, durch Kulturversuche über die Species des Pilzes Aufschluss gewinnen zu wollen.

Die Infection von aussen her ist bei *Neottia* nicht die gewöhnliche für ein neugebildetes Wurzelorgan, sondern das früher inficirte Organ inficirt fast stets das neu entstehende. Daher enthalten die eben sichtbaren jungen Nebenwurzeln oft ein völlig ausgebildetes Pilzmycel. Dieses Hinüberwachsen wird bei *Neottia* durch die eigenthümliche Art der Nebenwurzelbildung erleichtert, die nicht, wie das für Nebenwurzeln die Regel ist, endogen, sondern typisch ectogen ist [so auch Irmisch (53) und Drude (73)[1])]. Das Rindenparenchym wird nicht durchbrochen, sondern wölbt sich bogig aus, sodass Epidermis wieder aus E. durch Theilung gebildet wird. So kann das Mycel, wie in der Wurzel selbst, weiter wachsen. — Dies geschieht meist von älteren zu jüngeren Zellen, von oben nach unten, kann aber bei Neuinfection auch umgekehrt erfolgen. Vom Vegetationspunkt bleibt der Pilz im Allgemeinen gleich weit entfernt, etwas weiter jedoch bei einer

1) Eine interessante Ausnahme mehr zu den von van Tieghem, Traité botan. 3. Edit., gegebenen, für die aber die Bezeichnung „radicelles gemmes“ nicht recht passt.

lebhaft wachsenden Wurzel, als bei einer, die ihr Wachsthum ganz oder fast eingestellt hat.

Beim Weiterwachsen wird die Hyphe gemäss ihres rein intracellularen Wachsthums sofort innerhalb der nächsten Zelle sichtbar. Dennoch fragt es sich, ob die Hyphe direct in den Zellleib eindringt, oder ausserhalb bleibt, d. h. beim Weiterwachen die Hautschicht nicht durchsticht, sondern sie vor sich hertreibt und sich in dem so gebildeten Zwischenraum befindet. Letztere Ansicht vertritt Janse (96) und Groom (95b); ersterer neigt sich Dangeard (97) zu. In der That ist der Pilz, von seinem Eintritt in die Zelle an, stets lückenlos, auch wenn er sich in dem ursprünglichen Saftraum verzweigt, von einer feinen Plasmaschicht überzogen, so dass ein einfaches Durchwachsen des Plasmas nicht anzunehmen ist. Andererseits verzweigt sich der Pilz bei *Neottia* in einem so dichten Knäuel, dass, wollte man an eine Ausbuchtung glauben, man der Hautschicht eine fast unbegrenzte Dehnbarkeit zuschreiben müsste. Die Erscheinung ist wohl so aufzufassen, dass das Protoplasma den Pilz, wenn er im Begriff ist, die Hautschicht zu durchstossen, sofort mit einer neuen Grenzschicht zu umgeben vermag.

Nach seinem Eindringen in die Zelle verzweigt sich der Pilz anfangs in noch gleich oder fast gleich starken Hyphen, ohne dass das Alter der Zelle einen Einfluss auf die Art seines Auftretens hätte. Diese Zweige scheinen in ihrer Wachsthumsrichtung keinem Gesetze zu gehorchen; regellos durchziehen sie die Zelle nach allen Richtungen, insbesondere werden die Hyphen von keinem Theil der Zelle besonders angezogen, zumal nicht vom Kern.

Eine unzweideutige Feststellung dieser Thatsache scheint von einiger Wichtigkeit. Seitdem Rosen[1]) zum ersten Mal bei *Puccinia Asarina* auf *Asarum europaeum* gefunden hatte, dass: „die in die Zelle eindringenden, als Haustorien dienenden Hyphenäste fast stets auf den Kern der Nährzelle zuwachsen, sich fest an ihn schmiegen oder sogar umschlingen", ist dies Verhalten der Haustorien für viele andere Fälle bestätigt worden[2]). So wurde ihm Allgemeingültigkeit zugesprochen[3]) und weiterhin behauptet, das Haustorium lege sich deshalb stets an den Kern an, weil in ihm „das Centrum der metabolischen Ernährungsthätigkeit gegeben sei" und der Pilz so im

---

1) Rosen, Beiträge z. Kenntniss d. Pflanzenzelle I, Cohn's Beiträge V, 1892.

2) Von Vuillemin, Harper, Dangeard, zumal Sappin-Truffy u. A.

3) So hält z. B. Atkinson es für wichtig genug, eine entsprechende Abbildung in seiner kurzgefassten „Elementary Botany" 98, zu geben.

Stande wäre, aus der directen Quelle die Nahrungsstoffe aufzunehmen, die sonst zur Ernährung der Zelle bestimmt gewesen wären. Zur Bekräftigung dieser Auffassung werden auch die häufigen Verzweigungen[1]) resp. Buckelungen[2]) und krampfadrigen Anschwellungen des Haustoriums in der „Sphäre der Wirksamkeit der Kerne angeführt", da durch die Oberflächenvergrösserung die Nahrungsaufnahme begünstigt würde. Aehnliche Ansichten werden für endotrophe Mycorrhizen von Dangeard (97), Vaughan Jennings (99) und sehr scharf von Mac Dougal (99a) ausgesprochen. Müssen doch auch gerade, wenn es sich wirklich um Aufnahme von Assimilationsproducten handelt, hier die Verhältnisse besonders klar liegen. Bei *Neottia* wachsen nun in diesen Zellen die Hyphen so, als wäre gar kein Zellkern vorhanden[3]).

Sollten aber die Beobachtungen bei *Neottia* allgemein verwerthbar sein, mussten auch die Haustorien parasitärer Pilze in ihren Beziehungen zu den Zellkernen der Wirthspflanze untersucht werden[4]). Die Vermuthung, dass vielleicht einzelne Bilder zu sehr als typisch genommen werden, traf nicht zu. Oft lagen etwa die Hälfte der Haustorien eines Objects dem Kern an, während noch manche auf dem Wege zum Kern sein konnten. Weiter wurde oft eine ausgesprochene Tendenz des Pilzes beobachtet, quer durch die Zelle auf den Zellkern zu wachsen, etwa bei *Puccinia Xanthii* (Fig. 45a, b, Taf. VI) oder *Roestelia cancellata* (Fig. 44, Taf. VI). Dennoch lassen gewisse Erscheinungen vielleicht eine ganz andere Deutung zu. Aus vielen Beobachtungen ist es mir unzweifelhaft, das die Haustorien völlig entsprechend wie auf den Zellkern, auch auf jeden anderen, zufällig in der Zelle befindlichen festen Körper, wie z. B. auf Stärkekörner zuwachsen. So soll vielleicht nur die Aufnahme der festen Bestandtheile der Zelle überhaupt erreicht werden. Denn ohne solche Haustorien bliebe der Pilz jedenfalls auf solche Nährstoffe angewiesen, die er auf osmotischem Wege dem Zellleib zu entziehen vermag. Und wie grossen Widerstand der Kern einer spontanen Auflösung entgegensetzt, konnte oft an faulenden Pflanzentheilen, oder im Herbst an abgefallenen Blättern

1) Sappin-Trouffy bei Uredineen.

2) Vuillemin bei *Aecidium punctatum*.

3) Dass aber der Zellkern dem fertigen oder sich bildenden Klumpen in der That anliegt, wird ganz anders zu erklären sein.

4) Ich wurde hierbei vielfach angeregt und durch Material unterstützt von P. Magnus.

beobachtet werden, in denen der Kern oft lange Zeit die Degeneration des gesammten übrigen Plasmas überlebt. Dafür aber, dass das Haustorium sich den Zellkern selbst nutzbar macht und ihm nicht wie einer Amme die Nährstoffe, die für die Zelle bestimmt waren, entzieht, spricht, dass schliesslich ausnahmslos der befallene Zellkern degenerirt. Andererseits konnte ich z. B. bei *Puccinia leucospermum* auf *Anemone nemorosa* beobachten, dass die keulenförmigen Haustorien mit typisch zwei Kernen (Fig. 43, Taf. VI) erst relativ spät, zu einer Zeit, wo schon die Spermogonien ausgebildet und die Aecidien bereits in der Anlage vorhanden sind[1]), eindringen, — sich dann allerdings immer fest an den Kern anlegen und ihn so ausbuchten —, so dass die Hauptternährung des Pilzes schon vorher osmotisch durch die intercellularen Hyphen erfolgt sein muss. — Mag sich auch durch Umstände anderer Art in anderen Fällen ein längeres Lebenbleiben der Kerne bei Berührung mit dem Haustorium ergeben, folgt doch umgekehrt für *Neottia* und die anderen Mycorrhizen, dass, wenn die Hyphen nicht auf den Kern zuwachsen, noch nicht zu schliessen ist, dass nicht ein sehr reger Stoffaustausch zwischen den Symbionten stattfindet. — In den krampfadrigen Verzweigungen und Buckelungen aber, die häufig, wenn auch keineswegs nur in der Nähe der Kerne auftreten, vermag ich keine zur Nahrungsaufnahme besonders geeigneten Organe zu erkennen, da besonders bei den Buckelungen die minimale Oberflächen-Vergrösserung hierfür kaum in Betracht kommen kann. Hingegen scheint ein solch unförmliches Gebilde (Fig. 46, Taf. VI von *Puccinia Xanthii*) eine ungeheure Materialverschwendung zu erfordern, deren Nutzen für den Pilz in keiner Weise zu ersehen ist. — Die auffallende Aehnlichkeit dieser Bildungen mit den „Sporangiolen“ der Mycorrhizen lässt die Bedeutung der Erscheinung in einer ganz anderen Richtung suchen. Jene Sporangiolen, die in so vielen endotrophen Mycorrhizen, jedoch nie in Orchideen, auftreten, stellen nach Janse's (96) Auffassung, die ich mir durchaus zu eigen mache, Degenerationsproducte des Pilzes dar, die von der Pflanzenzelle erzogen werden, um von ihr später aufgelöst und zu ihrer Ernährung verwendet zu werden. — So ist wohl der Nutzen dieser Gebilde parasitärer Pilze auch nicht auf Seiten des Pilzes, sondern auf Seiten der Wirthspflanze zu suchen. Der chemische Reiz,

---

1) Zu dieser Untersuchung sind nur gerade über dem Boden hervortretende, kaum über 1 cm grosse Blätter geeignet.

durch welchen die Pflanze resp. der Zellkern den Pilz veranlasst, in dieser Form zu degeneriren, wäre danach eine wichtige Waffe in Kampfe der Zelle gegen den Parasiten. Sie vertheidigt sich, indem sie dem Gegner die Kraft raubt, ihn unschädlich macht, ohne ihn noch zu tödten. — Nur wenige Schritte braucht dann in der Entwickelung weiter gegangen zu werden. Handelte es sich anfänglich nur darum, den Pilz durch die Degeneration abzuwehren, tritt diese Fähigkeit direct in den Dienst der Pflanze, sie lässt die „Sporangiolen“ entstehen, die ihr nun selbst zur Nahrung dienen. So ist es interessant, dass auch Groom (95b) bei *Thismia* nur in den Zellen, in denen die „Sporangiolen“bildung stattfindet, eine Richtungsbeeinflussung der Hyphen durch den Zellkern constatirt, während zu gleicher Zeit die sehr bald aufgelösten Eiweiss- und Zellkern-haltigen Pilzschläuche, jene Sporangiolen, entstehen. Vielleicht kann auf diese Weise die bisher ganz isolirt stehende Sporangiolenbildung im Zusammenhange mit vielfach auftretenden Erscheinungen an endophyten Pilzen gebracht werden.

Die Differenzirung ohne Degeneration.

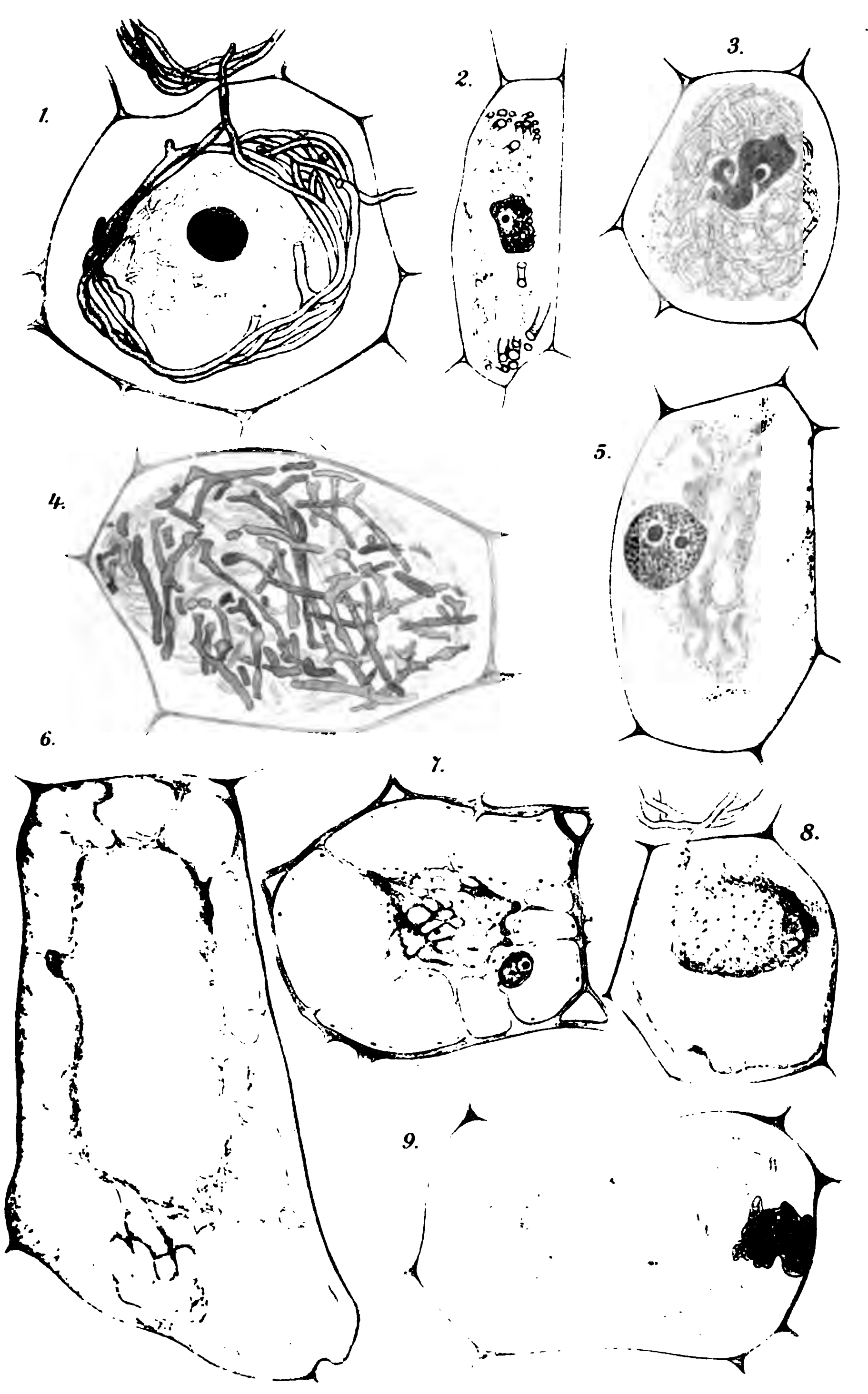
Nicht lange bleibt der Pilz in seinem sozusagen „meristematischen“ Zustand, in dem seine Hyphen gleichmässig und anscheinend regellos die Zelle durchqueren. So besteht in einer wachsenden Wurzel diese Zone nur aus wenigen Zelllagen, während sie bei einer ganz oder fast ausgewachsenen Wurzel überhaupt fehlen kann. Dann sind nur noch die Resultate der Differenzirung zu sehen. — Es zeigte sich sehr bald, dass keineswegs im späteren Alter alle Zellen den sogenannten „Schleimklumpen“, sei es allein oder von Hyphen umgeben, besässen. Vielmehr treten bis zuletzt Zellen auf, die keine Spur solcher Klumpenbildung besitzen, sondern nur Hyphen, die aber durch ihre verschiedene Stärke sehr eigenthümlich aussehen. In typischen Fällen sieht man in solchen Zellen auf medianem Längsschnitt durch die Wurzel (Fig. 1 Taf. IV) ausgesprochene Ringe von Hyphensträngen, deren Durchmesser wenig kleiner als der der Zelle, so dass die Hyphen mehr oder weniger dicht der Zellwand entlang laufen. Sie besitzen meist normales, etwa 3 μ, oft aber auch erheblich breiteres Lumen, bis 6,5 μ. In der Mitte des Ringes durchkreuzen in wirrem Knäuel sehr feine und dünnwandige Hyphen, etwa 1—1,5 μ breit, das ziemlich dunkele Plasma, das meistens in seiner Mitte den Kern der Wirthszelle ent-

hält. — Ist auf dem Wurzelquerschnitt die Mitte der Zelle getroffen, so liegen an beiden Seiten der Zelle die Querschnitte der Hyphen (Fig. 2 Taf. IV), während ein Schnitt durch den oberen oder unteren Rand des Hyphenringes die parallel laufenden auf beiden Seiten abgeschnittenen Hyphen zeigt. Da anfangs in der Zelle von einer regelmässigen Anordnung nichts zu sehen war, so entstehen die Ringe wohl so, dass die Hyphen bei ihrer späteren Wandverdickung in elastische Spannung gerathen und nachträglich eine gewisse Lageveränderung in der Richtung der grössten Ausdehnung erfahren, die durch die einseitig bevorzugte Wachsthumsrichtung der Zelle mit beeinflusst wird. So bilden die Hyphen auch, wenn die Zelle einmal einen mehr isodiametrischen Querschnitt besitzt, nicht mehr einen Ring, sondern umkreisen hohlkugelförmig die Zelle. Wenn auch diese spätere Differenzirung schon in dem Jugendzustand des Pilzes in etwas vorgebildet sein mag, ist jedenfalls nicht daran zu denken, dass diese Ringhyphen erst nachträglich bündelförmig hineinwachsen. Vielmehr sind sie sicherlich die zuerst eingewanderten Hyphen, und die feinen Hyphen in der Mitte, die aber auch nach der Zellwand hindurch gehen können, ihre erst später gebildeten Verzweigungen. Letztere sind durch ihre kolossale Oberflächenvergrösserung sehr zur Nahrungsaufnahme geeignet, und mögen sie entsprechend ihrer voraussichtlichen physiologischen Bedeutung als „Haustorienhyphen“ bezeichnet werden. — In den der Wurzelspitze entfernteren Zonen — die sehr schwankende Grenze lässt sich hier auch nicht annäherungsweise angeben — treten in diesen Zellen einige neue Erscheinungen auf. Oft beginnen die ringbildenden Hyphen auszusprossen, entweder nach allen Seiten (Fig. 10 Taf. V) oder einseitig (Fig. 11 Taf. V) und zwar in diesem Falle immer nach innen. Solche Hyphen ähneln oft durchaus den von Reinhardt beschriebenen[1]), so dass man hier, wie dort experimentell festgestellt wurde, eine chemische Reizwirkung — etwa vom Kern (?) — annehmen muss. — Die Ringhyphen vermögen sich, zumal in älteren Wurzeltheilen, noch viel eigenthümlicher umzugestalten. Die Einzelheiten des Vorganges lassen sich am besten auf Querschnittsbildern verfolgen: zuerst wird eine Hyphe von anderen manchmal kaum dünneren umgeben (Fig. 12 Taf. V), die meist nicht der Hyphe selbst ent-

1) Reinhardt (92), Jahrb. f. wiss. Botan. XXIII. Herr Dr. R. machte mich liebenswürdig darauf aufmerksam.

springen, sondern wohl zur Hauptsache den die Zelle durchsetzenden Haustorienhyphen entstammen. Die Hyphen legen sich dann fester und fester zusammen (Fig. 13, 14 Taf. V). Schliesslich sind die Hyphen völlig lumenlos geworden, gequollen und collabirt (Fig. 15 Taf. V). Oft scheint auch solche Berindung in 2 Abschnitten zu erfolgen, denn häufig sind 2 Schichten scharf gegeneinander abgesetzt (Fig. 17 Taf. V). Auch kann die Umrindung so weit gehen, dass der Radius des völlig ausgebildeten Mantels, der also keinerlei Lumen mehr besitzt, die 3- bis 4fache Dicke des Lumendurchmessers hat, der Durchmesser der ganzen Hyphe ihr Lumen also etwa 8 mal übersteigen kann. Die Oberflächenansicht zeigt jetzt eigentlich nur eine zusammenhängende mit vielen zackigen Ausbuchtungen versehene Membran (Fig. 16 Taf. V). Die mittlere Hyphe collabirt niemals, wohl kann aber auch noch eine der umrindenden Hyphen erhalten bleiben. — Es ist auffällig genug, dass diese ganze Erscheinung bisher anscheinend völlig übersehen wurde, während ich sie, wenigstens für ein bestimmtes Alter der Wurzel, als durchaus constant auffand. Eine Verwechselung mit einem anderen parasitären Pilz ist völlig ausgeschlossen. Im Gegentheil bin ich geneigt, gerade den umrindeten Hyphen eine sehr wichtige Rolle für die Biologie der ganzen *Mycorrhiza* zuzuweisen. Während am Ausgange der Vegetationsperiode, etwa September, nach und nach in diesen Zellen alle feine Hyphen absterben, bleiben schliesslich nur noch die Ringhyphen am Leben. Ist aber die Wurzel in Fäulniss übergegangen, so sind auch viele oder alle von den Ringhyphen abgestorben, nur gerade die umrindeten Hyphen habe ich ausnahmslos lebend angetroffen. Mit einem Wort, sie sind das einzige, was die absterbende Wurzel überlebt und von dem sonst überhaupt abgestorbenen Pilz wieder ins Freie gelangt. Wurden auch nie Auszweigungen der Rindenhyphen gefunden, sind sie wohl doch als Dauerzustände — Cysten, Sclerotien — anzusprechen, wohl geeignet durch ihre dichte Umhüllung zu überwintern, im Frühjahr zu neuem Leben zu erwachen und neue *Neottia*-Pflanzen zu inficiren.

Diese hier geschilderten Zellen, die immer jenen Ring dickwandiger Hyphen mit verschiedenen Modificationen und den Knäuel feiner mittlerer Hyphen besitzen, diese Zellen, in denen der Pilz nie degenerirt, sondern bis zuletzt am Leben bleibt, sollen fortan als „Pilzwirthzellen" bezeichnet werden.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Die Differenzirung mit Degeneration.

Die Hyphen verwandeln sich aus ihrem Jugendzustand in der Zelle keineswegs immer zu den Differenzirungen der „Pilzwirthzelle", noch häufiger tritt, und zwar in allen anderen pilzbefallenen Zellen, eine Modification auf, die ihren Höhepunkt in der bekannten Klumpenbildung findet. — Die Hyphen der junginficirten Zellen verzweigen sich weiter und weiter regellos und werden zumal auch jetzt vom Zellkern durchaus nicht beeinflusst. Schliesslich ist die ganze oder fast die ganze Zelle von einem mehr oder weniger dichten Knäuel verflochtener Hyphen erfüllt. (Fig. 3 Taf. IV)[1]). Oft sind die Hyphen so dicht durcheinander gewunden, dass sie den Eindruck eines pseudoparenchymatischen Gewebes machen, doch ist auch dann noch jede einzelne Hyphe scharf zu erkennen. Die Hyphen, durchschnittlich 2 μ breit, bleiben immer dünnwandig und haben ganz besonders wenig Scheidewände. In ihrem stark plasmatischen Inhalt enthalten sie meist zahlreiche sich stark mit Anilin färbende Körnchen (Fig. 3 Taf. IV). Ob dies organisirte Pilzkerne sind, oder, wie wahrscheinlicher, unorganisirte Eiweisssubstanz, ist ohne Weiteres nicht zu entscheiden, da auch die typischen Pilzkerne z. B. der ringbildenden Hyphen, von denen wohl immer zwei in jedem Abschnitt liegen, ganz besonders klein sind. Jedoch möchte ich aus der Art ihres Auftretens schliessen, dass die sich sehr scharf, fast bakterienartig tingirenden Körper, die oft im Beginn der Klumpenbildung sehr deutlich hervortreten (Fig. 5, 8 Taf. IV), hypertrophirte und in Chromatolyse begriffene Pilzkerne sind. — Während diese Hyphen gewöhnlich sogleich in diesem viel geringeren Stadium der Ueberernährung, der Degeneration durch das Plasma anheimfallen, vermögen sie noch in seltneren Fällen sich ganz und gar mit einer eiweissartigen Substanz zu erfüllen, die eine starke Anziehungskraft für Anilinfarben besitzt, so dass sie im mikroskopischen Bilde[2]) sehr in die Augen fallen. (Fig. 4 Taf. IV). Sie haben auch häufiger nicht allzu bedeutende Buckelungen und wie beginnende Verzweigungen, die etwas weitlumiger als gewöhnlich sind, auch ist die Wanddicke öfters ein wenig stärker. Solche Eiweisshyphen erfüllen dann meist eine

---

1) Das Plasma wurde der Deutlichkeit wegen in der Figur fortgelassen.

2) Bei starker Vergrösserung sieht man oft deutlich einen eigenthümlich gezackten Protoplasmaschlauch (Fig. 18a, b Taf. V), wohl durch Fixirung hervorgerufen.

ganze Zelle, treten aber auch nur unter anderen Hyphen in einer Ecke der Zelle auf, wie als ganz einzelne Hyphen zwischen den gewöhnlichen. Da ausnahmslos alle diese Hyphen der Degeneration und Klumpenbildung anheimfallen, stellt diese Form der Hyphen wohl den letzten Kampf lebenskräftiger Hyphen gegen den Untergang durch das Plasma dar. Länger wie gewöhnlich vermögen sie die Uebernährung in der Pflanzenzelle auszuhalten, und durch neue Austreibungen sich zu regeneriren suchen; vergebens, auch sie sind alle dem sicheren Tode geweiht.

Irgend welche andere Modificationen der Hyphen in diesen Zellen konnten niemals bei *Neottia* gefunden werden. Zumal wurde nie gesehen, wie das von Frank allgemein behauptet, von Chodat für *Listera cordata* beschrieben wurde, dass die Eiweisssubstanz in alten Hyphen verschwände, so dass im Alter inhaltslose verflochtene Hyphen sichtbar wurden, die bisweilen den ganzen Innenraum durch Wachsthum anfüllten. Die bei *Neottia* auftretenden inhaltsarmen Hyphen gehören fraglos der ganz anderen Entwickelungsreihe des Pilzes, der der Pilzwirthzellen an, die aber, wie wir sahen, nie eiweisserfüllte Hyphen besassen. Weder sie, noch irgend eine andere Modification der Pilzwirthzellen, wie Ringhyphen, berindete Hyphen, feine Haustorienhyphen treten jemals in diesen Zellen auf, ebensowenig, wie jemals in den Pilzwirthzellen solche reich verzweigten, dünnwandigen oder Eiweisshyphen gesehen wurden, oder gar die Klumpenbildung.

In ziemlicher Nähe der Wurzelspitze enthalten ausnahmslos und nur die vom Pilz bewohnten Zellschichten bei *Neottia* grosse, eigenthümlich durchscheinende gelbbraune Klumpen. Sie sind meist unscharf nach Aussen abgegrenzt und ziemlich fein concentrisch geschichtet, während sich auch oft ein breiterer, hellerer Rand von einem dunkleren Innern abhebt. Neben dem Klumpen enthalten die Zellen oft keine Pilzhyphen, aber auch häufig einen Kranz verflochtener Hyphen (Fig. 9 Taf. IV), die durch einen klaren Raum vom Klumpen getrennt oder mit ihm verklebt sein können. Jedoch sind die Klumpen nie durch jene geradlinigen Fäden verbunden, die bei den Klumpen vieler anderer Orchideen häufig auftreten. (Fig. 7 Taf. IV, *Cephalanthera*). — Der Klumpen liegt nicht immer in der Mitte der Hyphen, sondern ist oft nach irgend einer Zellwand hingerückt, so dass er dann nur von drei Seiten von Hyphen eingeschlossen wird. In sehr seltenen Fällen[1]) wird mehr wie ein,

1) Ich sah dies während meinen ganzen Untersuchungen nur zweimal.

aber höchstens zwei oder drei Klumpen gebildet. Je älter die Wurzel wird, desto mehr überwiegen an Zahl die hyphenlosen, die hyphenumwundenen Klumpen, so dass zuletzt ausschliesslich oder fast ausschliesslich nur fast die ganze Zelle erfüllende Klumpen übrig bleiben. Augenscheinlich werden also die umgebenden Hyphen mit zur Vergrösserung des Klumpens verwendet, wie dies auch schon von Wahrlich (86) angegeben wurde. — Da diese „Schleimklumpen", wie sie auch genannt werden, zu vielfachen Verwechselungen mit dem gewöhnlichen Schleim der Orchideen, Salep, Anlass gegeben haben und, wie mir scheint, hierdurch besonders die ersten Stadien der Klumpenbildung nicht erkannt wurden, ist ein scharfes Unterscheidungsmittel sehr wünschenswerth. Neben manchem anderen erwies sich als solch untrügliches Mittel, wodurch auch zugleich die etwaige Mitwirkung des Saleps ausgeschlossen wurde, das Verhalten beider Gebilde im Polarisationsmikroskop. Während der Salepschleim bei gekreuzten Nicols aufleuchtet[1]), sich als optisch activ erweist, leuchten die Klumpen in keinem Entwickelungsstadium auf, zeigen so ihre optische Inactivität. — Mit Chlorzinkjod färbt sich der Klumpen gelblichgrau, während zu gleicher Zeit alle Hyphen intensiv gelb, die Zellwände intensiv dunkelviolett gefärbt werden, steht also in seinem Verhalten etwa zwischen beiden. Es treten dabei oft dunkelbraun gefärbte Punkte, grössere und kleinere auf, die während der Einwirkung des Reagens noch wachsen. Sehr instructiv ist das Bild des Klumpens nach Einwirken von concentrirter Schwefelsäure, oder beim Kochen in alkoholischem Kaliumhydroxyd. Der äussere Rand zeigt dann oft deutlich längere Fasern, die nach der Mitte zu kürzer und kürzer werden, so dass man denken könnte, Stäbchenbakterien vor sich zu haben, doch kann man an ihnen noch manchmal Verzweigungsstellen erkennen.

Die Bedeutung dieser Erscheinungen folgt unmittelbar aus der Art der Klumpenbildung, die bei *Neottia* in ihren allgemeinen Zügen immer in gleicher Weise vor sich geht. Die rings vom Plasma umgebenen Hyphen beginnen zu collabiren, indem sie nach und nach ihres Inhaltes beraubt werden, gleichzeitig erleiden die Wände eine wohl am besten mit Verquellung zu bezeichnende

1) Er that dies sogar noch in Mikrotomschnitten, also nach Durchtränkung mit mannigfachen Chemikalien. Vergl.: Mangin, Bull. d. l. soc. d. France 1894, Bd. XLI, p. 42.

Modification. Ueberall in der Zelle treten Vacuolen auf (Fig. 5 Taf. IV), die Randvacuolen wachsen heran (Fig. 6 Taf. IV), die zwischen den Hyphenresten gelegenen verkleinern sich und verschwinden zuletzt. So werden die Hyphen mehr und mehr nach der Mitte zusammengedrängt und bilden schliesslich zusammen mit den celluloseartigen Umwandlungsproducten[1]) und Ausscheidungen des Zellplasmas den zusammenhängenden Klumpen. So ist das Gelbviolet der Chlorzinkjodreaction in der That ein Gemisch des Gelbs der Hyphen und des Violetts der entstehenden Cellulose, während die fäden- und stäbchenartigen Gebilde, die von den Vacuolen zusammengepressten, vielfach zerbrochenen Reste der Hyphenwände sind. Auch die Schichtung des Klumpens erklärt sich dadurch, dass immer neue excrementirte Pilzreste angedrückt werden, während die innere Masse schon mehr erstarrt ist. Der von einem dichteren Inneren abgesetzte äussere Rand zeigt eine in 2 Abschnitten erfolgte Klumpenbildung an. So ist der Klumpen jedenfalls aufzufassen, nicht wie man früher wollte, als ausschliessliches Product der Pflanze, nicht als Organ des Pilzes, wie jetzt allgemein angenommen wird, sondern als ein Gebilde, hervorgegangen aus der innigen Verschmelzung beider Symbionten. — Zu diesem allgemeinen Verlauf der Klumpenbildung können noch mancherlei Abweichungen hinzukommen, da die Hyphen in allen Modificationen dieser Zellen in die Klumpenbildung eintreten. Es können die Hyphen ihre Auflösung beginnen sowohl, wenn sie kaum dem „Meristemstadium" entwachsen, sich eben weiter zu verzweigen beginnen, sowohl weiter verzweigt, als wenn sie die ganze Zelle ausfüllen, als gewöhnliche und als Eiweisshyphen. Weiter können aber entweder alle Hyphen zugleich, simultan, in die Klumpenbildung eintreten, oder in einer grösseren oder kleineren localisirten Stelle. — Nach meinen Untersuchungen ist es völlig ausgeschlossen, dass bei *Neottia* oder anderen Orchideen ein terminaler Sack je in die Klumpenbildung aufgeht, wie ihn Wahrlich (86) angiebt, Frank (87) für möglich hält, Mac Dougal (99a) noch jüngst nicht leugnet.

Doch ist in der That die Verwechselung eines entstehenden Klumpens, wenn wenige Hyphen simultan degeneriren, ein bei anderen Orchideen häufiger, bei *Neottia* seltener Fall, mit einem Körner-erfüllten Sack nicht allzu schwer, zumal wenn aus der

---

1) Alles Nähere im Abschnitt: Cellulosebildung.

Nachbarzelle eine dickwandige Hyphe hinführt (Fig. 8 Taf. IV). Denn lassen sich schon die lebenden feinen Hyphen schwer im Plasma unterscheiden, so noch viel weniger die collabirten, während auf Mikrotomschnitten auch hier die feinen Fasern der degenerirenden Hyphen zu erkennen sind. Als dicke Wand des Sackes wurde vielleicht von Wahrlich und Janse jene dunkele Schicht des Randes eines eben entstehenden Klumpens angesehen (Fig. 6 Taf. IV), wo die Hyphen noch voll Inhalt und dicht durchsetzt sind mit dem Plasma der Wirthszelle. Durch keine Beobachtung vermag ich mir aber die Angabe Mac Dougals (99a) zu erklären, dass die Hyphenklumpen von wiederholter Verzweigung und chemotropischer Anziehung der Spitzen nach einem Centrum in der Nähe des Nucleus herstammen, da doch bis zuletzt die Hyphen die Zelle in regellosem Verlauf durchkreuzen. Erst die todten Pilzreste werden von den, an dem Pilzreste-freien wandständigen Plasma ansetzenden und gewaltig heranwachsenden Vacuolen in die Mitte zusammengeführt. — Die kaum dem Jugendzustand entwachsenen Hyphen, die also nur einen Theil der Zelle erfüllen, werden bei *Neottia* nur sehr selten, wenn nämlich die Wurzel ihr Wachsthum ganz oder fast ganz eingestellt hat, sogleich und dann immer simultan zur Klumpenbildung verwendet. So entsteht dann natürlich ein sehr kleiner Klumpen, in dem die Bakterien-ähnlichen hypertrophirten Pilzkerne besonders schön hervorzutreten pflegen (Fig. 8 Taf. IV). Meist beginnt aber erst die Klumpenbildung, wenn die Hyphen die ganze Zelle erfüllen; allerdings dann fast stets alsbald. Diese Zellen liegen nur wenig oberhalb des Pilzmeristems. Hier ist die Klumpenbildung, zumal wenn sie gleichzeitig alle Hyphen umfasst, besonders instructiv. Die bis dahin im Plasma relativ scharf sichtbaren Hyphen fangen an, undeutliche Conturen zu bekommen; dann treten überall Vacuolen auf, in deren Wänden die in Collabirung begriffenen Hyphen laufen (Fig. 19 Taf. V). Bei *Neottia* sieht man dann, noch ehe die Hyphen und das Plasma zur eigentlichen Klumpenbildung zusammentreten, fast nur noch verschwommene, nebelartige Massen (Fig. 5 Taf. IV). Desto schöner kann man bei anderen Orchideen, z. B. *Listera* oder *Orchis* (Fig. 20 Taf. V) [etwa *maculata*] mit ihren stärkeren und dadurch länger sichtbaren Hyphen sehen, wie die Hyphen mehr und mehr zusammengerückt werden; schliesslich umgiebt ein aus den Randvacuolen entstandener Saftraum den Klumpen, der aber noch in

sich nach der Erstarrung Vacuolen behalten kann (Fig. 7 Taf. IV) [*Cephalanthera*]. Deutlich hebt sich dann oft der noch viel plasmatische Substanz[1]) enthaltende Rand des neu entstandenen Klumpens von seiner Mitte ab (Fig. 6 Taf. IV).

Nicht minder häufig tritt aber in solchen, die ganze Zelle erfüllenden Hyphen nur ein Theil in die Klumpenbildung ein, während der übrige, sei es, wie gewöhnlich, noch völlig am Leben, sei es erst die Anfänge der Collabirung zeigt (Fig. 9 Taf. IV, Fig. 15, 18, 19, 20 Taf. VI). Es sieht aus, als wenn die Zelle nicht mit einem Male die ganze Portion des Pilzes bewältigen könne. So tritt auch nie in Zellen mit Eiweisshyphen, denen ja grössere Lebenskraft zugewiesen wurde, simultane Klumpenbildung ein.

Der einmal gebildete Klumpen, ein durchaus todtes Gebilde, wird niemals weiter in der Pflanze verändert. Selbst bei längerem Hungern der Pflanze zeigt er, nach Drude (73), wenn keine Spur von Stärke mehr erhalten, dennoch keinerlei Veränderungen. Gerade bei *Neottia* ist mit absoluter Sicherheit festzustellen, dass der Klumpen genau so bis zur Verwesung der Wurzel bleibt, wie er anfangs war, da die Klumpen im Allgemeinen gleich gross sind. Die sehr wechselnde Grösse der Klumpen anderer Orchideen kann leichter zu Trugschlüssen führen. — Diese für *Neottia* geschilderte Klumpenbildung ist für alle anderen Orchideen entsprechend, von gewissen bemerkenswerthen Modificationen abgesehen. Bisweilen stehen nämlich die Klumpen durch bis 20 schnurgerade Zellwanddurchsetzende Fäden miteinander in Verbindung (Fig. 7 Taf. IV), sodass der Klumpen wie in ihnen suspendirt ist. Diese Fäden zeigen kein eigentliches Lumen, sondern erscheinen mehr oder weniger homogen, und gehen sowohl mit starker Verbreiterung in den Klumpen selber über, wie sie auch mit deutlicher Verbreiterung der Zellwand ansitzen. Janse (96) nennt dieses Organ „höchst merkwürdig“, und das musste es auch sein, so lange seine Entwickelungsgeschichte unbekannt war, die z. B. bei *Cephalanthera* und *Listera* genau verfolgt werden konnte. Bis zur Vacuolenbildung ist der Verlauf genau wie bei *Neottia*. Die Randvacuolen wachsen heran und fliessen zu einem Saftraum zusammen; aber jetzt bleiben zwischen ihnen Stränge stehen, in denen noch anfangs

1) So färbt sich z. B. der Rand im Flemming-Dreifarbengemisch mit Orange *G*, während die fertige Mitte sich mit Gentianav. tingirt.

deutlich die Hyphen zu erkennen sind, die einst die Zelle inficirt hatten, resp. neue Zellen inficirten[1]). Sie waren stärker, als dass die im Plasma wirkenden Kräfte sie hätten zerreissen können. Dennoch collabiren auch sie und werden umhüllt von jener Cellulose-artigen Masse. — Aus diesem für alle Mycorrhizen der Orchideen so einheitlichen Bilde würde nur das Verhalten einer einzigen, der von Janse (96) beschriebenen[2]) *Lecanorchis javanica* herausfallen: eine einzellige innere Schicht aus sehr grossen Zellen lässt nur durch einen kurzen Hyphenstrang den Zusammenhang mit den (nicht Klumpen-bildenden) Hyphen der Nachbarzellen erkennen. Sie zeigen einen starkkörnigen Inhalt, der zuerst durch ganz kleine Körnchen Stärke hervorgerufen wird und die ganze Zelle erfüllt; er färbt sich mit Jod gelb, sein Ursprung ist ganz unbekannt, rührt aber nicht von „Sporangiolen“ her; es treten auch Vacuolen auf. — Nichts scheint dem zu widersprechen, dass der Ursprung der Erscheinung in dünnwandigen, die ganze Zelle reich durchsetzenden Hyphen zu suchen ist, die vielleicht in dem von Janse beschriebenen Stadium bereits der völligen Degeneration und Collabirung anheimgefallen sind. Selbst die Vacuolenbildung tritt auf, und auch die Hyphen würden sich, wie bei *Neottia*, mit Jod schön gelb färben. Es könnte vielleicht auch die eigentliche Klumpenbildung bei dieser Orchidee einmal unterbleiben, wenn auch ein Analogieschluss selbst diese vermuthen lässt.

Wenn bei *Neottia* der Pilz in einer Zelle nicht sofort die Modification, wie sie für die „Pilzwirthzelle“ charakteristisch, annimmt, sondern sich nach dem „Meristemzustand“ weiter dünnwandig verzweigt, geht er einem ganz bestimmten Entwickelungsgang unfehlbar entgegen: abzusterben, seines Inhalts beraubt zu werden, dann in Umhüllung in einem Klumpen ausgeschieden zu werden — ein Entwickelungsgang, nicht minder scharf abgegrenzt, wie der der „Pilzwirthzellen“, der als „Verdauungszelle“ bezeichnet werden soll.

Die Vertheilung der Pilzwirth- und Verdauungszellen.

Dem scharfen Unterschied in der Ausbildung der Pilzwirth- und Verdauungszellen entsprechen die festen Normen, nach denen sie zu einander in der Wurzel gelagert sind. Die Zellen der

1) Sie lassen sich auch oft noch weit in den Klumpen hinein verfolgen.

2) Abbildung: Taf. XIII.

mittleren der drei pilzbewohnten Rindenschichten sind Pilzwirthzellen, die der äusseren und inneren Schicht Verdauungszellen (Fig. 21 Taf. V). Jeder Querschnitt durch eine ältere Wurzel von *Neottia* lässt deutlich die durchscheinenden Klumpen der äusseren und inneren Zellen und in den mittleren das dunkele hyphendurchsetzte Plasma erkennen. Bei der Literaturzusammenstellung ergab sich, dass allein derjenige Forscher, der zum ersten Mal die eigenthümlichen Gebilde in der Wurzel von *Neottia* beschrieb[1]), Schleiden, das mikroskopische Bild richtig auseinander setzte, ohne jedoch die Natur der Fäden als Hyphen zu erkennen. Dagegen ist dieser Unterschied sämmtlichen späteren Untersuchern, als wären sie durch ihre Kenntniss von der Pilznatur voreingenommen, völlig entgangen.

Hält man sich nun das Gesammtbild des *Mycorrhiza*-Pilzes vor Augen — in der Mitte die Pilzwirthzellen, zu beiden Seiten die Verdauungszellen —, liegt der Gedanke nahe, es möchten die Pilzwirthzellen den fortwachsenden Stamm des Pilzes vorstellen, der in die Zelle selbst die feinen Haustorienhyphen, in die Nachbarzellen nach innen und aussen jene dünnwandigen sich reich verzweigenden Hyphen entsendet, die später zum Klumpen degeneriren. Aber ebensowenig, wie in den „Meristem"-zellen ein Unterschied zwischen den späteren Pilzwirth- und Verdauungszellen gefunden werden konnte, sind auch oft schon im Pilzmeristem zwei oder drei Zellen der äusseren Schicht inficirt zu einer Zeit, wo die entsprechenden mittleren noch nicht inficirt waren, sodass der Pilz in der Curvenreihe der späteren Verdauungszellen weiter gewachsen sein musste. — Es kommt aber auch hier und da vor, dass eine oder die andere typische Verdauungszelle in der Schicht der Pilzwirthzellen liegt, ebenso wie eine Pilzwirthzelle in den „Verdauungsschichten", sodass sie von jeder Verbindung mit den übrigen Pilzwirthzellen abgeschnitten war, ohne auch jetzt auch nur Anfänge

---

1) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1849: Jede Zelle der äussersten jener 3 Lagen enthält eine längliche unregelmässige Masse eines halb festen gelblichen Stoffes (coagulirtes Protoplasma?), dieselbe fast ganz ausfüllend. Jede Zelle der inneren Lage ebenfalls, doch mischen sich darin einzelne Fasern [Anm.: Schl., lag augenscheinlich eine jüngere Wurzel vor], die Zellen der mittleren Lage endlich enthalten einen sie fast ganz ausfüllenden Ballen einer etwas mehr bräunlichen Masse, der aus wenig formloser Masse [Anm.: Zellkern?], dagegen fast ganz aus ineinander gewundenen Fasern besteht, die denen, in der inneren Zellschicht vorkommenden sehr ähnlich sind.

der Klumpenbildung zu zeigen. Aus alledem scheint zu folgen, dass der Pilz völlig indifferent in die Zelle wächst, und erst dort in Reaction auf gewisse Reize sich so oder so differenzirt. — Diese regelmässige Anordnung ist durchaus auf die Seitenwurzeln beschränkt; weder im Rhizom noch im Stengel konnte entsprechend der unregelmässigen Infection irgend eine Ordnung in der Vertheilung gefunden werden. Doch schien es, als überwiegen im Rhizom im Gegensatz zu den Wurzeln die Pilzwirthzellen, die ebenso wie die Verdauungszellen auch gruppenweise zusammenliegen können. In einigen Fällen konnten auch in altem Rhizom, ebenso wie nie im Stengel, überhaupt nicht die Klumpen der Verdauungszellen gefunden werden. Es kam dann auch oft nicht zur eigentlichen Differenzirung der Pilzwirthzellen, sondern dem Pilzmeristem ähnlich durchzogen nur meist wenige Hyphen die Zelle.

Diese Anordnung in der Wurzel von *Neottia* — zwei Schichten Zellen mit Klumpen und in deren Mitte eine klumpenlose Schicht — erfordert aber, im Vergleich zu anderen Mycorrhizen, ein besonderes Interesse. Für viele andere Orchideen konnte festgestellt werden, von Janse (96) für *Myrmechis* und *Lecanorchis*, von Mac Dougal (99a) für *Goodyera* und *Cypripedium*, von Vaughan Jennings (99) für *Corallorrhiza*, von mir für *Orchis*, *Listera* und andere Erdorchideen, dass die typische Klumpenbildung auf die inneren Rindenschichten beschränkt bleibt, während in den äusseren Schichten meist nur unveränderte Hyphen oder auch rudimentäre Klumpen auftreten. Weiter zeigte aber Janse (96) ganz allgemein, dass die von ihm beschriebenen Organe der *Mycorrhiza*-bildenden Pilze: Hyphen, Vesikel und Sporangiolen, nach einander, entsprechend tiefer in der Wurzel, gebildet werden, ohne jedoch an bestimmte Zellreihen gebunden zu sein. So konnte er vier Zonen unterscheiden: die erste, die nur von den, in die tieferen Schichten dringenden Fäden durchzogen wird; die zweite, in der der Pilz sich verzweigt und jene Vesikel[1]) bildet; die dritte enthält meist etwas feinere Hyphen, die schliesslich die Sporangiolen bilden, während die vierte immer frei von Pilz ist. Fasst man mit Janse Sporangiolen und Klumpen als gleichwerthige Organe auf, so passen auch die Orchideen in dieses Schema. So scheint es, als wäre die Entfernung von der Oberfläche bestimmend für das Auftreten der verschiedenen Bildungen, und man könnte sich auch wohl vorstellen,

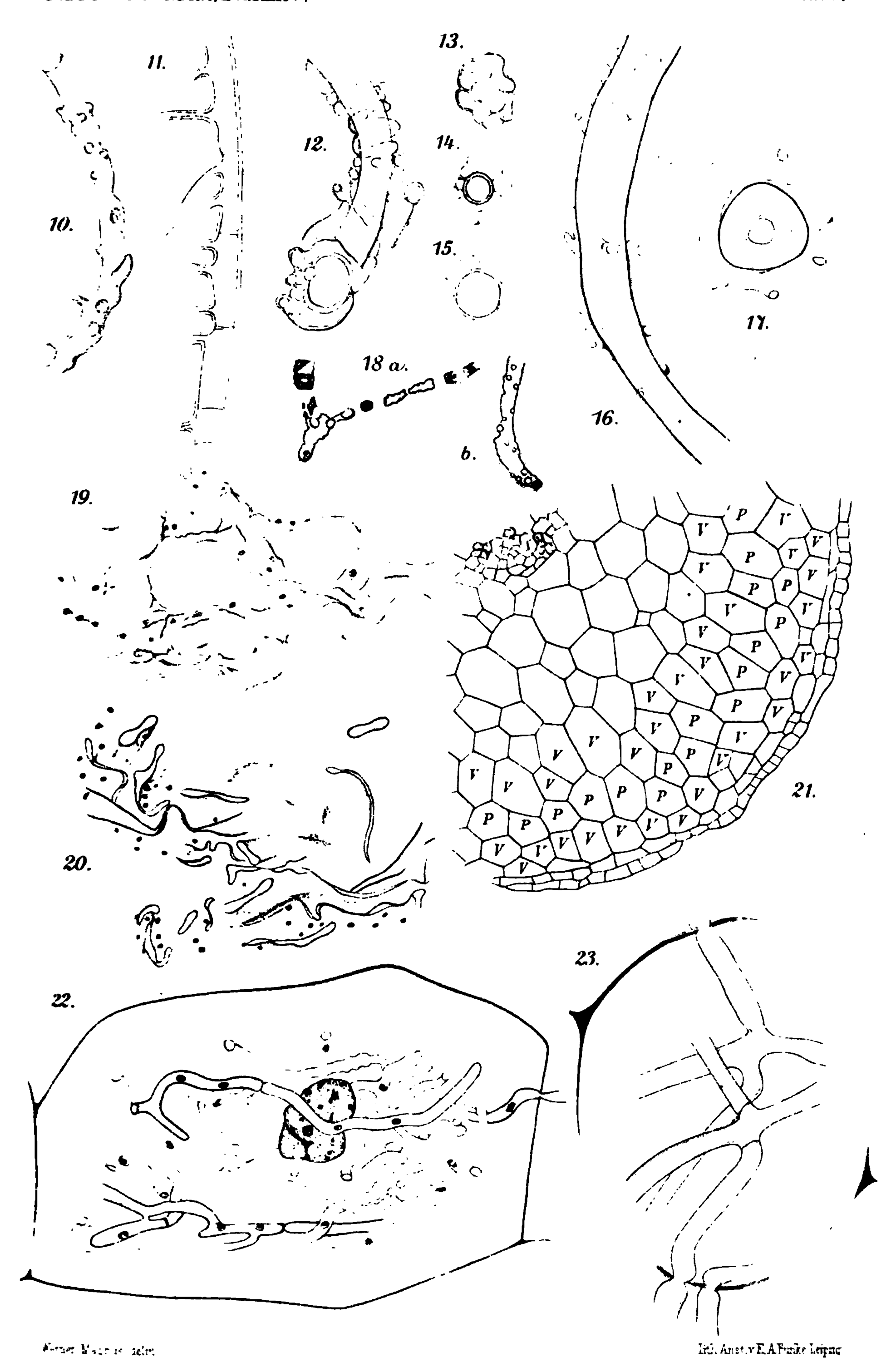
1) Dickwandige als Cysten anzusehende terminale Blasen.

wie der Pilz, je tiefer und tiefer er in die Pflanze eindringt, er sich reichlich entwickelt, hypertrophirt und degenerirt.

Um nun das exceptionelle Verhalten des *Neottia*-Pilzes in seiner ganzen Bedeutung würdigen zu können, ist es nöthig, ihm den Entwickelungsgang des Pilzes einer anderen Orchidee an die Seite zu stellen. — Der folgende Entwickelungsgang des Pilzes von *Orchis maculata* stimmt principiell mit dem aller einheimischen, chlorophyllgrünen Erdorchideen überein. Dennoch ist es nicht angängig, ohne Weiteres über Einzelheiten von einer Species selbst auf eine nahverwandte zu schliessen [1]). Bei allen diesen Orchideen enthalten oft lange, sehr schön entwickelte Wurzeln, auch im Alter, keine Spur vom Pilz, während in anderen Wurzeln nur einzelne Stellen bewohnt sind.

In den inficirten Wurzeln von *Orchis* wird die zweischichtige Epidermis von spärlichen Hyphen durchzogen, die sich meist reichlich in den Wurzelhaaren verzweigen und durch sie oder auch durch die gewöhnlichen Epidermiszellen mit nicht allzuhäufigen Verbindungen in das Substrat hinaustreten. Erst in der dritten Zellreihe verzweigt sich der Pilz reichlicher. Sie und die vierte bestehen aus sehr langen Zellen, in deren Längsrichtung die Hyphen hauptsächlich verlaufen (Fig. 22 Taf. V). Sowohl in diesen Zellen, wie in allen übrigen, ist das Lumen der Hyphen fast gleich, während sich die, die Zelle inficirenden Hyphen oft durch die Stärke der Wände auszeichnen (Fig. 22 Taf. V). In diesen beiden Reihen langgestreckter Zellen kommt es nur selten zur Klumpenbildung, die dann auch in alten Zellen rudimentär bleibt, d. h. es wird nur ein kleiner Klumpen gebildet, und eine ganze Reihe von Hyphen zeigen keine Absterbeerscheinungen. Fast immer bilden dagegen bei *Listera ovata* diese Zellen solche rudimentäre Klumpen aus. Erst in der nächsten Schicht, und dann oft in vielen Zellreihen, kommt es zur typischen Klumpenbildung. Die dazu verwendeten Hyphen haben die gleiche beträchtliche Lumenstärke und Wanddicke, wie die der äusseren Schichten, nur füllen sie sich vor der Degeneration oft mit jener eiweissartigen stark Farben-anziehenden Substanz. Da sie durch ihre Wanddicke nicht einfach zusammenzuknittern sind, durchziehen sie oft ohne Quellungserscheinung, bandartig zusammengedrückt (Fig. 20 Taf. V), im Querschnitt

1) Aber auch Standortsverhältnisse scheinen bei derselben Species gewisse Modificationen hervorbringen zu können.



Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Lemniscatenartig, den fertigen Klumpen. Bei *Listera* dagegen scheinen die Hyphen dieser Zellen etwas dünnwandiger zu sein, als die der äusseren Zellen. — Bei *Orchis* können die Hyphen bei der Klumpenbildung sowohl von der Wand losreissen, und so einen unverbundenen Klumpen bilden, wie der zusammenpressenden Kraft der Vacuolen Widerstand leisten, und so die spinnenartig verbundenen Klumpen entstehen. Bei den verschiedenen Orchideen überwiegt oft der eine oder andere Modus. — Der Klumpen kann simultan oder in zwei Abschnitten gebildet werden, und scheint dafür die Masse des Pilzes in der Zelle zur Zeit der Degeneration von Bedeutung zu sein. — Häufig vermag auch der Pilz Zellen mit fertigem Klumpen zum zweiten Mal zu inficiren, besonders solche mit kleinem simultan entstandenen Klumpen. Zumal wird auch häufig, Janse (96), das Umwachsen der mit Fortsätzen versehenen Klumpen beschrieben. Bei solcher wiederholten Infection scheint der Pilz nie zum zweiten Mal zur Klumpenbildung verwendet zu werden. — Während so im Allgemeinen Hyphen- und Klumpenführende Zellen vorhanden sind, kann es vorkommen — es konnte dies für *Orchis* nicht mit Sicherheit festgestellt werden, wohl aber für *Listera ovata*, *Platanthera bifolia* und *Cypripedium spectabile* — dass in einer Wurzel plötzlich nur Klumpen vorkommen, resp. auch alle Hyphen in den äusseren Zellen mit mehr oder weniger Klumpenbildung abgestorben sind, so dass in der ganzen Wurzel keine lebenden Hyphen zu finden sind. Andererseits hatte sich bei *Cephalanthera* in seltneren Fällen in den Zellreihen, in denen vollständige Klumpenbildung einzutreten pflegt, der Pilz ohne die geringsten Degenerationserscheinungen so mächtig entwickelt, dass dadurch die Zelle zum Absterben gebracht wurde, während der Pilz augenscheinlich noch weiter lebte. Es erinnert dies sehr daran, dass die Bakterien in den Bakteroidenknöllchen der Leguminosen manchmal nicht, wie es die Regel ist, degeneriren, sondern sich ausserordentlich vermehren und schliesslich die Zelle tödten. Wie Beyerink[1]) dort von einer Bakterienüberwucherung spricht, könnte hier von einer Pilzüberwucherung gesprochen werden. —

Stellen wir das Verhalten des Pilzes von *Neottia* und *Orchis* in kurzen Zügen gegenüber: Hier werden alle Wurzeln inficirt, dort nur einzelne; hier sind dann ganz bestimmte Zellen inficirt, dort können ziemlich alle Zellen inficirt werden, aber auch der

[1]) Die Bakterien der Papilionacaeenknöllchen 1888. Botan. Zeitung, p. 724.

Pilz kann nur einzelne Theile der Wurzel befallen. Hier sind die Zellen, welche nicht zur Degeneration bestimmt sind, immer ohne Klumpen, dort meist die Hyphen-führenden Zellen, die aber auch oft rudimentäre Klumpen enthalten können; hier sterben in diesen Zellen die Hyphen nie ab, dort öfters; hier sind sie auf eine bestimmte zwischen den Zellen mit todten Klumpen liegende Zellenreihe beschränkt, ohne Verbindung nach aussen, dort liegen sie ganz allgemein nach aussen und entsenden einzelne Fortsätze in das Substrat; hier ist eine Differenzirung in „Ring-“ und „Haustorienhyphen“ eingetreten, dort nicht, oder es unterscheiden sich kaum die inficirenden Hyphen von ihren Verzweigungen; hier treten eigenthümliche Veränderungen der Ringhyphen auf, die dort ganz fehlen. — Die Zellen mit Klumpen sind hier in ihrer Lage genau fixirt, dort liegen sie meist in den inneren Schichten der Wurzel, es können aber in allen pilzbewohnten Zellen Klumpen auftreten; hier sind die degenirenden Hyphen besonders dünnwandig und reich verzweigt, dort unterscheiden sie sich garnicht oder kaum von den Hyphen der äusseren Zellen. So entsteht hier schliesslich immer ein wandgetrennter vollständiger Klumpen, während dort die Hyphen oft von der Wand nicht losreissen; hier werden solche Zellen nie superinficirt, dort kann das eintreten. — Ohne den Vergleich noch weiter führen zu wollen, folgt ohne Weiteres, dass der Pilz von *Neottia* alle die Differenzirungen und Anpassungen in höherer Ausbildung besitzt, welche auch die Pilze der verglichenen Orchideen in der Anlage besitzen. Diese Orchideen haben also auch in unserem Sinne „Pilzwirth- und Verdauungszellen“, aber sie gehen ineinander über, wie es vielleicht die minimalen Schwankungen im Gleichgewicht der Kräfte der Symbionten mit sich bringen. Bei *Neottia* ist dies Gleichgewicht stabil, beide Symbionten sind in strenge, gesetzliche Beziehung getreten. Jedoch nur in den Seitenwurzeln, im Rhizom und Stengel herrscht eine weit grössere Willkür, hier ist eine viel grössere Aehnlichkeit mit dem Verhalten der anderen Orchideenpilze.

Wollte man die Mycorrhizen der Orchideen in eine systematische Ordnung bringen, dürfte man also nicht mit Janse sie nach solchen mit Fäden verbundenen und solchen mit fädenlosen Klumpen unterscheiden, sondern den Eintheilungsgrund müsste ganz allgemein der Grad der Anpassung oder Differenzirung des Pilzes abgeben. So würde man voraussichtlich dazu geführt werden, die Pilze der Halosaprophyten, als in ihrer Entwickelung weitergegangen, denen der andern Orchideen gegenüber zu stellen.

Auf die physiologisch-biologischen Momente, die den Nutzen dieser um soviel weiter gegangenen Differenzirungen begreiflich machen, und zugleich zeigen, dass auch *Neottia* nicht Janse's (96) Theorie der Schichten widerspricht, sofern diese nur physiologisch aufgefasst, kann erst eingegangen werden, wenn die Kenntniss von den Veränderungen in der Zelle des höheren Symbionten uns weitere Anhaltspunkte zum Verständniss der Symbiose geliefert haben wird.

Ein anderer Parasit.

In allen Altersstufen der Wurzeln[1]) traten, öfters bis zur Spitze herauf, schwarze unregelmässige Flecken auf, die scharf von der gewöhnlichen gelbbraunen Grundfarbe abstachen. Sie rührten von den verfärbten Wänden von Zellen her, die von einem Pilzmycel befallen waren, das sich erheblich von dem *Mycorrhiza*-bildenden unterschied.

Die 8—10 μ, also erheblich breiter wie die stärksten *Mycorrhiza*-Fäden, starken Hyphen mit dunkelbrauner Membran (Fig. 23 Taf. V) besitzen ziemlich zahlreiche Querwände und enthalten in jedem Fach zahlreiche grössere Zellkerne. Bei ihrem Eindringen erfüllen sie oft eine Epidermiszelle vollständig mit ihrem Geflecht, gehen aber dann meist direct bis zur Pilzschicht. Dort verzweigen sie sich stärker in meist gegenständigen Verzweigungen, sowohl in den Pilzwirth-, wie in den Verdauungszellen, ohne jedoch nach Art der Ringhyphen zu winden. Kann der Pilz auch noch in tiefere Rindenzellen eindringen, hat er doch weitaus seine Hauptentwickelung in der vom *Mycorrhiza*-Pilz bewohnten Schicht. Irgend welche Fructificationsorgane wurden nicht gefunden. — Kurz nach seinem Eindringen verfärben sich die Zellwand und der Klumpen in dunklem Braun und verlieren zu gleicher Zeit ihre Cellulose-Reaktion. Der fertige Klumpen wird oft durch und durch vom Pilz durchwachsen und mehr und mehr aufgelöst, während ein in Bildung begriffener Klumpen bei seiner Anwesenheit anscheinend nicht fertig gestellt wird. — Aus dem ganzen Verhalten scheint ohne Weiteres zu folgen, dass die Hauptnahrung des Pilzes in der That in dem Klumpen besteht, und er wohl nur um sie zu er-

---

1) Die Exemplare wurden gesammelt, Juni 1899, Godesberg a. Rh., Waldschlucht hinter dem Friesdorfer Eiskeller.

reichen in die Wurzel eindringt. So werden die Stoffe, die für die Pflanze und den *Mycorrhiza*-Pilz, für die regelmässigen Symbionten anscheinend unbrauchbar sind, sofort von einem dritten Organismus ausgenutzt, ohne dass dabei augenscheinlich den anderen ein erheblicher Schaden zugefügt wird. — Aehnliche Verhältnisse sind als „Parasymbiosen“ beschrieben worden[1]).

Capitel II.

Neottia.

Mollberg (84) fällt es zuerst auf, dass nicht nur die Wurzelzellen einer Orchidee durch die Anwesenheit eines Pilzes keinen Schaden erleiden, sondern sogar im Gegentheil der Zellkern besonders gross wird; er erwähnt auch, dass die Pilzhyphen von Cellulose umgeben werden (ebenso Frank, 91). Weniger noch geben die nächsten Specialarbeiten, nicht viel mehr Janse (96), der im Zusammenhang die Veränderungen der Wirthspflanze durch gutartige Endophyten beschreibt, nachdem die Veränderungen, die durch parasitäre Pilze hervorgerufen werden, P. Magnus, Wakker, zusammenhängend Tubeuf (95) behandelt hatten. Alle übrigen Angaben wie die von Treub (87), Thomas (93), Groom (95b), Cavara (96), Chodat und Lendner (98), Dangeard (97, 98), Mac Dougal (99a, b), Vaughan, Jennings (99) beziehen sich ausschliesslich auf den Kern, dass er grösser wird, sich stärker färbt, ev. sich fragmentirt.

Der Gesammtbau.

Um über die Veränderungen klar zu werden, die die Wurzel von *Neottia* durch die Ausbildung der *Mycorrhiza* erfährt, sind zwei Gesichtspunkte scharf zu trennen. Die ausnahmslose Infection setzt einerseits ohne Weiteres einen hohen Grad der Anpassung im Bau der Wurzel an die Symbiose voraus, andererseits vermag die Anwesenheit des Pilzes selber gewisse Modificationen hervorzubringen, die als directe, jedesmal wieder wirkende Einflüsse jenen erblich erworbenen gegenübergestellt werden müssen. — Zu letzteren gehört sicherlich das Fehlen der Wurzelhaare, ein so allgemeiner Charakter der Wurzel, der andernfalls bei jungen, nicht inficirten

1) z. B. W. Zopf, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1897, Bd. XV, p. 50.

Wurzeln in rudimentären Spuren vorhanden sein müsste. Dennoch besteht wohl bei *Neottia* ein nachweisbarer Zusammenhang mit der *Mycorrhiza*-Bildung nicht. Zwar meint Johow (89), der das Fehlen der Wurzelhaare als fast durchgehende Erscheinung der Halosaprophyten nachweist, und andere, dass die aus der Pflanze austretenden Pilzhyphen die Function der Wurzelhaare, also zumal die Zuleitung der Nährstoffe übernommen, und diese so entbehrlich gemacht hätten. Die theils äusserst spärlichen, theils überhaupt mangelnden Verbindungen der Pilzhyphen nach aussen machen jedoch die Auffassung für *Neottia* anatomisch unmöglich. — Vielleicht ist eher darauf hinzuweisen, dass auch bei vielen anderen Pflanzen die Wurzelhaarbildung bei Kulturen im feuchten Medium stark zurückgeht, während das auffallend schnelle Welken der *Neottia*-Wurzeln auf eine starke Durchlässigkeit der Epidermis schliessen lässt. — In gleicher Weise scheinen nur mit allgemeinen Standortsverhältnissen und nicht in engem Zusammenhang mit der Symbiose auch andere ungewöhnliche anatomische Verhältnisse der Wurzel zu stehen, wie die geringe aber immerhin 4 bis 5 Zelllagen starke Wurzelhaubenbildung, der Bau des Centralcylinders und ähnliches, für die auf Johow's (85, 89) vergleichende anatomische Untersuchungen der Saprophyten verwiesen sein mag.

Ein directer Zusammenhang mit der *Mycorrhiza*-Bildung liess sich nur in der Zellgrösse der typisch pilzbewohnten Zellen feststellen. Schon äusserlich macht sich ein, wenn auch sehr geringer Unterschied zwischen den nicht inficirten und inficirten Wurzeln gleichen Alters bemerkbar. Während dort der Längsschnitt die Form einer Parabel besitzt, findet bei der inficirten Wurzel plötzlich kurz vor der Spitze eine Richtungsänderung der Curve nach innen statt, sodass die Wände in einem viel stumpferen Winkel zusammenneigen. Dies wird bewirkt durch ein fast unmittelbares Grösserwerden der vom Pilz befallenen Zellschichten, jedoch ohne dass je Zelltheilungen eintreten. — So scheint es, als ob in der That durch die Anwesenheit des Pilzes erst jene merkliche Zellvergrösserung hervorgebracht würde. Dennoch liegt auch für *Neottia* der Sachverhalt nicht so einfach, ebenso wie auch Janse (96) bei *Lecanorchis* und *Diosporum* nicht anzugeben vermochte, ob die bedeutend grösseren Zellen der pilzbefallenen Schicht ausschliesslich durch den unmittelbaren Einfluss des Pilzes entstehen. — Auch in den ältesten Zonen einer nicht inficirten Wurzel von *Neottia*, die allerdings dann schon hier und da spär-

liche Pilzfäden zu enthalten pflegt, unterscheiden sich die drei sonst pilzbewohnten Schichten, zumal aber die inneren, durch ihre Form und Grösse von den übrigen Rindenzellen, wenn auch nicht so scharf wie die pilzbefallenen gleichaltrigen Schichten. — So besitzt die Wurzel von *Neottia* in ihrer späteren Differenzirung Zellen, die von den übrigen unterschieden, wie vorbereitet sind, den Pilz aufzunehmen. Der Pilz aber vergrössert sie durch seine Anwesenheit und vermag hauptsächlich ihre um vieles verfrühte Ausbildung herbeizuführen. — Die vom Pilz befallenen Zellen des Rhizoms oder Stengels besitzen solche Differenzirungen nicht.

Die Anwesenheit des Pilzes in der Wurzel macht sich auch auf nicht selbst befallene Zellen bemerkbar. Denn in der wachsenden Wurzel zeigen sich auch die jüngsten, noch nicht inficirten Zellen der pilzbefallenen Schicht erheblich vergrössert. Ebenso vergrössern sich dann auch allmählich und unbedeutend die Zellen der nicht pilzbefallenen Schicht, deren Zellkerne auch bis auf eine gewisse Entfernung immer schwächer sich beeinflusst zeigen. — Aehnliches wurde zuerst von Cavara (96) für *Vanilla planifolia*, dann von Dangeard (97) für *Ophrys* beschrieben. — Am deutlichsten aber unterscheiden sich vielleicht bei *Listera* alle Kerne des inneren Rindenparenchyms einer inficirten Wurzel, von denen einer nicht inficirten: Jede Zelle der inficirten Wurzel besitzt die bedeutende Vergrösserung und veränderte Lage des Zellkernes der pilzbefallenen Zellen[1]). — Weiter fehlen bei Anwesenheit des Pilzes in der Wurzel die Raphidenzellen bei *Neottia* vollständig, die allerdings auch in nicht inficirten nur schwach entwickelt sind, während bei anderen Orchideen ihre Ausbildung erheblich herabgesetzt wird. Hier werden auch die Salepzellen in inficirten Wurzeln nicht ausgebildet[2]).

Schwieriger zu entscheiden ist, ob das begrenzte Wachsthum der Wurzel — sie wird höchstens 6 cm lang, — unmittelbar durch die Anwesenheit des Endophyten verursacht wird. Auch viele andere typische Mycorrhizen stellen oft nach kurzer Zeit ihr

1) Siehe p. 248.

2) Auf diese Wirkungen des Pilzes in die Ferne, die solche rudimentäre Hypertrophien und Modificationen hervorbringen und sich hier noch ziemlich deutlich als Ernährungsstörungen zu erkennen geben, ist meiner Meinung nach grosser Werth zu legen, weil sie wohl den Schlüssel zum Verständniss überhaupt der durch Parasiten hervorgerufenen Hypertrophien darbieten.

Wachsthum ein, sodass bei ausdauernden Pflanzen die Wurzel eigenthümlich intermittirend weiter wachsen kann (z. B. von Janse 96, Tubeuf 96, Nobbe und Hiltner 99 für *Podocarpus* beschrieben). Hiermit in engem Zusammenhang stehen auch die häufigen Verzweigungen der Mycorrhizen in korallinischer und büscheliger Form, wie sie Johow (89) vielfach beschrieb und von der Mac Dougal (99a) bei *Aplectrum* feststellen konnte, dass allerdings nur die Anwesenheit des Pilzes diese Art der Verzweigung bedingt. — Bei *Neottia* wird der büschelige vogelnestartige Typus des Wurzelsystems ausschliesslich durch eine reichliche Wurzelbildung am Rhizom hervorgebracht. —

Das Protoplasma.

Bald, nachdem die Zellen das Wurzelspitzenmeristem verlassen haben, bildet sich, ihrer Grössenzunahme folgend, der Saftraum, während der Protoplasmaschlauch entsprechend dünner wird. Erst mit dem Eindringen des Pilzes fängt das Plasma an, sich energisch zu vermehren, indem es zugleich ein trüberes Aussehen annimmt, wie es ähnlich auch in den ersten Stadien des Eindringens rein parasitärer Pilze beobachtet werden kann. Es fällt dies hier damit zusammen, dass der Pilz, sowie er in das Plasma eingedrungen, fortdauernd von ihm umgeben bleibt. — So verhält er sich ganz anders, wie die Fremdkörper in der Zelle im Allgemeinen. Denn nach Pfeffer's Untersuchungen[1]) stossen die von fester Zellhaut umhüllten Protoplasten, Dermatoplasten, genau wie die zellhautlosen Plasmodien, sowohl durch die umhüllende Hautschicht, wie durch die Vacuolenwände über kurz oder lang feste fremde Bestandtheile aus: „ohne dass durchaus eine Eingangspforte für andere, zumal auch nicht flüssige Stoffe geschaffen würde". Doch weist schon Pfeffer auf das abweichende Verhalten gewisser, in Infusorien symbiontisch lebender Algen hin, die ebensowenig wie die differenzirten Organe der Zelle ausgeschieden werden, und setzt hierzu eine eigenthümliche Wechselwirkung voraus. Augenscheinlich steht nun in unserm Falle die specifische Reizwirkung im engsten Zusammenhang mit dem Leben. Denn, sowie der Pilz abstirbt, hat die lebenskräftige Zelle nichts Eiligeres zu thun, als

1) Pfeffer: Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper, 1890. Math. phys. Cl. d. kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.

die todten Pilzreste aus sich heraus zu befördern. Dass aber die Zelle gezwungen wird, sich bei diesem Excrementirungsprocess zugleich eines bedeutenden Theils des an den Hyphen anhaftenden Plasmas zu entledigen, lässt direct an eine mechanisch gewordene Verkettung beider Symbionten denken. — Die Vorgänge, die sich in dem, die Zelle dicht erfüllenden Plasma der Verdauungszellen bei dem Absterben der Hyphen abspielen, sind bei der Klumpenbildung im Zusammenhang geschildert worden. — Durch sie wird der durch und durch mit Pilzfäden durchzogene Zellleib wieder zurückverwandelt in den völlig Pilzreste-freien lebenden Protoplasmaschlauch, mit seinem grossen Saftraum. In ihm liegt aber jetzt der völlig todte Klumpen, der in sich die verdauten Reste des Pilzes birgt. — Bei anderen Orchideen kann aber der Klumpen sogar völlig aus dem Saftraum herausbefördert werden. Oefters zeigen sich nämlich, zumal bei den mit geraden, langen, die Zellwand durchsetzenden Ausläufern versehenen Klumpen: „sowohl sie, wie die einzelnen Fäden,“ alle oder nur zum Theil, „umkleidet von einer dünnen Schicht von Protoplasma, und ausserdem sind äusserst feine Protoplasmastränge zu sehen, welche in netzförmigen Anastomosen,“ jedoch meist unverzweigt, „von dem wandständigen Protoplasmaschlauch nach der, die Pilzelemente umkleidenden Plasmaschicht ausgespannt, die theils in innerlicher Strömung, theils in zitternder Bewegung und Lageveränderung begriffen sind“ (Frank 92, Lehrbuch p. 265). Die Anfangsstadien zu dieser Entwickelung sind hier anfänglich genau entsprechend der Klumpenbildung bei *Neottia*. Die Randvacuolen vereinigen sich zu einem grossen Saftraum, aber sowohl die dem Klumpen anliegende Plasmaschicht bleibt erhalten, wie aus den Vacuolenwänden einzelne Verbindungsfasern.

Die den Klumpen umgebende Schicht scheint sich in nichts von dem Primordialschlauch zu unterscheiden, ist zumal in gleicher Weise plasmolysirbar [1]). Der Protoplast hat so die Form einer Hohlkugel angenommen, in deren Centrum, also vollständig ausserhalb des Protoplasten, sich der ausgeschiedene Klumpen befindet. Zu solcher völligen Herausbeförderung scheinen auch bei anderen Orchideen nur relativ lebenskräftige Zellen befähigt zu sein, die

1) So läge hier wieder ein Fall vor, wo eine neue Hautschicht, nicht im Anschluss an eine schon vorhandene, sondern frei an einer beliebigen Stelle des Plasmas gebildet wird.

sich auch nicht allzu vieler Pilzhyphen zu entledigen hatten, da bei einer grösseren Masse von Hyphen wohl zuviel Plasma bei der Klumpenbildung verbraucht wird, als dass noch eine neue, innere Hautschicht gebildet werden könnte. Sicherlich in diesem, aber auch in dem Falle, wo der Klumpen nur im Saftraum suspendirt liegt, handelt es sich um einen Excretionsvorgang, der durchaus dem der nicht in starre Zellhaut eingeschlossenen Amöben entspricht. — Es ist interessant genug, dass, da durch einen complicirten Vorgang es ermöglicht wurde, dass verdauliche feste Substanz in den Dermatoplasten eindringt, sich dann sogleich, kaum modificirt, die Ausscheidungsvorgänge freier Plasmodien einstellen. —

Das anfangs trübe Plasma der Pilzwirthzellen zeigt im Allgemeinen wenig Veränderung. Gegen Ende der Vegetation wird es nur oft wenig und weniger, und nach dem Absterben der feineren Haustorien-Hyphen im Alter sind oft nur noch der Primordialschlauch und die Ringhyphen erhalten. So werden zwar auch hier die todten Hyphen aus dem lebenden Plasma ausgeschaltet, doch atrophirt wohl in solchen Fällen mehr das umgebende Plasma, als dass die Hyphen eigentlich excrementirt würden. — An solche allmähliche Atrophirung des Plasmas ist wohl auch zu denken, wenn man in anderen Orchideen, jedoch nie bei *Neottia*, in alten noch lebenden Zellen auch lebende Hyphen den Saftraum durchsetzen sieht, ohne dass eine, auch nur feine umhüllende Plasmaschicht zu entdecken wäre.

Der Primordialschlauch aller Zellen, sowohl der Pilzwirth- wie Verdauungszellen bleibt bei *Neottia* und, so weit ich sehen konnte, auch bei anderen Orchideen, Zufälligkeiten und jene Pilzüberwucherung[1]) natürlich ausgenommen, bis zum Absterben der Wurzel überhaupt am Leben[2]). Während er bei allen Verdauungszellen auch noch bis zum Schluss relativ gut plasmolysirbar bleibt, scheint er diese Fähigkeit schon ziemlich früh in den Pilzzellen zu verlieren. Es scheint, als nähmen ihm in der That die, das Plasma nach allen Seiten durchsetzenden Pilzhyphen seinen zur Plasmolysirbarkeit nothwendigen festen Zusammenhang, und als läge hier ein Fall vor, wo selbst die Plasmolyse versagt, das Leben des Plasmas festzu-

1) Siehe p. 227 unten.

2) So fällt auch die ganze Vorstellung Dangeard's, 97: von einer „Plasmophagie", die er im Gegensatz zu seiner „Nucleophagie" resp. der Merotomie, als Mittel zur Untersuchung plasmaloser Kerne empfahl, in sich zusammen.

stellen[1]). — In einigen Fällen wurden im Plasma während der Klumpenbildung eigenthümlich fädig-lockenförmige Gebilde gesehen, ohne dass über ihre Entstehung oder Bedeutung eine Vorstellung gewonnen werden konnte[2]).

Cellulosebildung.

Bisher wurde die Masse des fertigen Klumpens, den wir aus den Resten des Pilzes und den Producten des Plasmas entstehen sahen, als „celluloseartige“ Substanz bezeichnet. Auch die im folgenden nach hergebrachtem Verfahren gefundenen Cellulose-, Pectin-, Ligninbestandtheile mögen nur als Gattungsbegriffe gelten, die auch in dieser Beziehung die Klumpenbildung klar stellen, zumal die Mitwirkung des Plasma der Wirthspflanze weiter sichern sollen. — Die gelblich-graue Färbung des Klumpen mit Chlor-Zinkjod legte die Anwesenheit von Cellulose nahe. Zu ihrem Nachweis wurden die auf dem Objectträger aufgeklebten Microtomschnitte, die auch für solche Reactionen stets scharfe Bilder liefern, 24 Stunden mit Eau de javelle behandelt, um Plasma und Pectinstoffe hinwegzulösen. Nach dieser Zeit zeigten sich nur noch Spuren der Zellkerne. Bei Zusatz von Chlor-Zinkjod färben sich jetzt die Klumpen deutlich rein violett, wenn auch die Zellmembranen sich noch erheblich intensiver färben. Waren in Zellen mit localer Klumpenbildung die umgebenden Hyphen mit dem Plasma nicht weggelöst, was sehr oft geschah, so zeigten sie eine rein gelbe Farbe, ebenso wie die noch nicht zur Klumpenbildung zusammengedrängten desorganisirten Hyphen der simultanen Klumpenbildung. Gleiche rein gelbe Farbe hatten alle Hyphen der Pilzwirthzellen, auch die Rindenhyphen mit ihren gequollenen Wänden, höchstens dass an ganz dicken Stellen ein violetter Ton durchschimmerte. — Hatte schon an nicht vorher behandelten Präparaten der Klumpen sich in Safranin orange gefärbt und so nach Mangin[3]) seinen Gehalt an Pectinstoffen zu erkennen gegeben, so zeigte sich diese Farbenreaction noch viel schärfer nach Entfernen der Cellulose

1) Andererseits konnten in den Zellen, in denen die Kerne verschwinden, Unterschiede in der Plasmolysirbarkeit gegenüber den kernhaltigen Zellen nicht festgestellt werden.

2) Vergleiche: Grenant, Sur le protoplasme supérieur. Journ. de l'anatomie 1899.

3) Journ. d. Botan. 1892.

mit Kupfer-Oxyd-Ammoniak — am schönsten, wenn die Schnitte nur etwa 2 bis 3 Minuten in Safranin (Alk. löslich) gelassen wurden. Es färben sich dann die Hyphen hellrosenroth, sowohl die der Pilzwirthzellen, als die lebenden und auch die völlig desorganisirten der Verdauungszellen, die Zellmembran rein gelb-orange, während der Klumpen auf rein gelb-orange Grund noch hier und da deutlich die zarten Streifchen der Pilzreste[1]) durchschimmern lässt. — Phloroglucinreaction auf Lignin ergab keine Verholzung. — Ebenso wie aus diesem substanziellen Verhalten lässt sich auch bei den mit Fortsätzen versehenen fertigen Klumpen anatomisch ihre Herkunft aus dem Zellplasma fesstellen: Absatzlos verlaufen die Fortsätze mit breiter Basis in die Zellwand, und zeigen so deutlich, dass in der That die einbettende Masse aus dem Plasma der Wirthszelle hervorgegangen ist.

So tritt hier bei Anwesenheit des Pilzes ein Vorgang ein, der als normale Erscheinung nur bei wenigen Pflanzen auftritt — eine Cellulose-Bildung innerhalb der Zelle von der Wand getrennt und unabhängig von der Hautschicht[2]).

Bei vielen Klumpen, die vom Plasma umgeben bleiben, wird auch noch nachträglich, z. B. bei *Cephalanthera* (so auch Mollberg, 84), der fertige Klumpen von einer Pilzreste-losen Membranschicht eingeschlossen. Hieraus, wie aus den Cellulosescheiden vieler Pilze[3]), zumal vieler Ustilagineen innerhalb der Wirthszellen, deren Entstehung sicherlich nicht durch Ausbuchtung der Membran, wie es Vuillemin[4]) will, sondern ganz ähnlich, wie bei den Orchideenklumpen aus dem Plasma erfolgt, lässt sich ihre biologische Bedeutung in der schützenden Abgrenzung des Plasmas gegen den Fremdkörper erkennen.

---

1) Die ursprünglich in den Pilzmembranen enthaltene Callose — nachgewiesen mit Corallin und Methylenblau — ist später nicht mehr zu erkennen.

2) Es gehören hier als normale Erscheinungen wohl nur her: die Cellulosebalken in *Caulerpa* und in den Embryosäcken verschiedener Pflanzen, die Bildungen in der Samenschale von *Cuphea*, wie die Umscheidung der Rosanow'schen Drusen, die letztere vielleicht überhaupt gewisse Aehnlichkeit mit der Klumpenbildung hat; doch lassen die widersprechenden Angaben keinen Vergleich zu. Literat. bei Wittlin, Botan. Centralbl. Bd. 64, 1896.

3) Vergl. De Bary: Pilze p. 422.

4) l c. Les filaments des Ustilaginées dissolvent le ciment pectique qui unit les cellules, mais sont impuissants, à perforer la couche interne de la membrane imprignée de cellulose. Sous l'influence irritante cette couche s'étend, se laisse refouler dans la cavité et engaine le parasite pendant tout son trajet intracellulaire.

So sind auch sicherlich der grösste Theil der von Janse (96) beschriebenen Cellulose-Hüllen und -Kappen, z. B. Fig. 5 Taf. XIII, Fig. 5 Taf. XIV, die ihm wohl als Pilztheile erscheinen, analoge plasmagebürtige Producte der Nährpflanze, wie ich auch die Schleimfäden in den Bakterienknöllchen der Leguminosen als eine ganz analoge Schutzbildung des Plasmas ansehe. — Zu diesen Umscheidungen scheinen in allen Fällen nur erstarkte kräftige Zellen befähigt zu sein, und es erscheint wichtig, hervorzuheben, dass diese Scheiden nur zu Stande kommen können, wenn die Celluloselösende Kraft des Pilzes der Cellulose-bildenden der Zelle die Waage hält. Umgekehrt sind ähnliche sehr merkwürdige oft gefingerte Gebilde, wie sie Brefeld[1]) beschreibt, wenn bei Ustilagineen die zu sehr erstarkte Zelle durch rasche und massenhafte Cellulosebildung das Eindringen des Pilzes hindert, in zahlreichen Fällen für Mycorrhizen von Janse beschrieben worden, z. B. Diosporum Fig. 3, 4 Taf. XII. Und wie ich gute Gründe habe, auch die knopfförmigen Gebilde, die bei den „Schleimfäden“ der Leguminosen sehr häufig auftreten und oft von einer starken Membran umgeben sind, für analoge Gebilde zu halten, so scheinen auch die knopfförmigen und stäbchenartigen Verdickungen, die manchmal auf der Innenseite der Epidermis der pilzbefallenen Wurzel von *Neottia* in das Zelllumen hineinragen (Fig. 47a u. b, Taf. VI), die Stelle anzuzeigen, wo ein Pilzfaden vergeblich von Aussen einzudringen versuchte. Könnte man hierin auch einen guten Schutz gegen eine etwa zu starke Infection sehen, bleibt doch die Möglichkeit, dass es sich um eine von dem Eindringen des Pilzes unabhängige Ausscheidung überflüssigen Baumaterials handelt, ein Gesichtspunkt, der sicherlich auch erheblich bei der Klumpenbildung mitspricht und sich ebenso bei gewissen, von Janse beschriebenen Bildungen nicht ausser Acht lassen lässt.

Die Stärke.

Für die endotropische *Mycorrhiza* der Orchideen wird angegeben, dass die pilzbewohnten Zellen keine Stärke enthielten. Dies ist für *Neottia* nicht ganz zutreffend. Bei Neuinfection einer Zelle werden im Gegentheil fast stets zahlreiche kleine Stärkekörner gebildet, ebenso wie es häufig auch für rein parasitäre Pilze be-

1) Die Brandpilze, Leipzig 83—95.

schrieben wurde; Tubeuf (95). Die Stärke verschwindet aber sehr bald und tritt nie mehr während des Lebens der Hyphen in den Zellen auf. Ist aber in den Verdauungszellen der Pilz im Klumpen excrementirt, oder ist in den Pilzwirthzellen ein Mal zufällig der Pilz abgestorben, treten oft sofort wieder zahlreiche Stärkekörner auf. Diese Stärkekörner sind dann meist vielfach zusammengesetzt, während die gewöhnliche Stärke der Rindenzellen einfach oder sehr wenig zusammengesetzt ist.

Der Kern.

Es ist eigenthümlich, dass noch nie der Versuch gemacht wurde, die Entwickelungsgeschichte der schon im frischen Präparat durch ihre gelbe Färbung, in gefärbten Präparaten durch ihre starke Farbenanziehung so auffallenden hypertrophirten Kerne von *Neottia* zu entwerfen. — Denn auch mit Einschluss der Thieranatomie giebt es wohl kein geeigneteres Object, um über die Entstehung solcher Kernhypertrophien eine Vorstellung zu gewinnen: Ein und dasselbe Präparat, ein Wurzellängsschnitt, kann unter Umständen alle Stadien vom jungen Kern der Meristemzellen bis zum Höhepunkt der Hypertrophie, ja sogar seine regressiven Erscheinungen enthalten. Noch dazu liegen die Zellen ihrem Alter nach hintereinander, sodass kaum Missdeutungen durch falsche Gruppirung der Zustände vorkommen können, wie sie in solchen pathologischen Zuständen, wie in den Carcinomen und Tumoren mit ihren regellos durcheinander liegenden Zellen so häufig sind. Wenn auch so eine wachsende Wurzel alle in Betracht kommenden Stadien enthalten kann, zeigen Schnitte durch andere Wurzeln einzelne Erscheinungen in nur sehr abgeschwächtem Maasse, resp. alle Kerne sind mehr oder weniger in den Ruhezustand der Endentwickelung getreten. Da das Alter der Wurzeln dabei nicht in Betracht zu kommen scheint, handelt es sich wohl um eine Art Inactivirung der Zellen. Als deren Ursache kommen dann vielleicht innere Schwankungen im Stoffwechsel, auch wohl äussere Ernährungsbedingungen und Temperaturschwankungen in Betracht, doch scheint eine nicht zu unterschätzende Rolle die Zeit zu spielen, welche zwischen der Fixirung und der Entfernung vom natürlichen Standort verstreicht, wie auch das langsamere Eindringen der Fixirungsflüssigkeit. In der folgenden Darstellung werden natürlich die Wurzeln zu Grunde gelegt, die die Erscheinungen am typischsten zu zeigen scheinen.

Die jungen, ruhenden Kerne der Wurzelspitze von *Neottia* zeigen in ihrem Chromatingerüst (Fig. 1, 2 Taf. VI) das gewöhnliche Bild sehr feiner Maschen, deren Knotenpunkte sich zu grösseren Körnchen verdicken. Sie enthalten ein oder zwei nicht allzugrosse Nucleolen, die typisch rund, oder wenn in Einzahl vorhanden, auch von linsenförmiger Gestalt (Fig. 1, Taf. VI) sind. Ausserdem liegen noch ziemlich grosse mit Safranin sich intensiv färbende Körner von rundlicher oder verhältnissmässig eckiger Gestalt der Kernmembran an, ohne jedoch Vorsprünge nach Aussen zu bilden. Sie sind nie von einem Hof umgeben und besitzen keine feinen Fortsätze in das Chromatingerüst. So sind sie wohl unorganisirte Proteïnkrystalloide, die so häufig in Pflanzenzellkernen auftreten [1]). Auch ihr biologisches Verhalten macht sie als Reservestoff kenntlich. Denn in einer ruhenden oder sich kaum theilenden Wurzelspitze sind sie grösser und zahlreicher als in einer lebhaft wachsenden Wurzel. Bei der Theilung verschwinden sie noch vor der eigentlichen Prophase. — In den älteren Zellen einer nicht inficirten Wurzel wird der Kern in den inneren Rindenzellen um ein erhebliches grösser, während er in den äusseren Zellreihen etwa seine ursprüngliche Grösse beibehält. Irgend welche ungewöhnliche Veränderungen, in Structur und Form, konnten nicht beobachtet werden, er liegt stets dem Primordialschlauch an (Fig. 27, Taf. VI). — Anders in der inficirten Wurzel: Oft wenn die Kerne kaum das Wurzelspitzenmeristem verlassen haben, beginnt sich in ihnen, in den weiter oben vom Pilz bewohnten Zellschichten, noch bevor sich die Zellen vergrössern, eine eigenthümliche Veränderung bemerkbar zu machen. Ohne dass sich vorerst der Kern erheblich vergrössert, treten durch das ganze Gerüstwerk immer grössere und grössere Chromatinkörnchen auf (Fig. 3 Taf. VI), während andere verschwinden, sodass das Netzwerk weitmaschiger wird und erheblich weniger Ecken mit Chromatinkörnchen vorhanden sind. Die Körner wachsen heran und sind jetzt mit ziemlich starken Fäden untereinander verbunden (Fig. 4 Taf. VI), die ihnen ein sternförmiges Aussehen verleihen. Schliesslich aber werden auch diese Fäden noch theilweise eingezogen, und das Gerüst besteht eigentlich nur noch aus ziemlich abgerundeten nicht allzu zahlreichen grossen, mit wenig Fäden verbundenen Chromatin-

---

1) Vergl. Zimmermann: Zellkern 1896, ferner Strumpf: Zur Histologie der Kiefer, Abh. Acad. Krakau 1899.

1. 2. 30. 31. 32. a b c d
8. a b
34. 35.
12. 41. 36. a c d
15. 39. 42.
43. 44.
45. a b 46.
18. 26. 47 a 47 b

ballen, die einen ihrem eigenen Durchmesser ungefähr gleichbreiten Zwischenraum zwischen sich frei lassen (Fig. 5, 7, Taf. VI). So haben die Kerne ein von der gewöhnlichen Structur gänzlich abweichendes, merkwürdiges Aussehen bekommen. Da auch im lebenden Kern die Kugeln mit absoluter Deutlichkeit hervortraten (Fig. 6 Taf. VI), ist jeder Gedanke an ein etwaiges Kunstproduct ausgeschlossen. Mit starker Ueberfärbung mit Gentianaviolett gelingt es auch, die Zwischensubstanz (Kernsaft), soweit erkennbar, homogen zu färben. Während dieser Ballung hat der Umfang des Kernes beträchtlich zugenommen. Der Nucleolus wird oft, zumal im Beginn des Processes, kleiner, kann aber auch ebenso oft der Grössenzunahme des Kernes folgen. Waren wohl ausgebildete Eiweisskrystalloide vorhanden, so können sie anfangs erhalten bleiben, sich sogar vergrössern, sind aber beim Höhepunkt der Ansammlung jedenfalls verschwunden. Die Kernmembran wird sehr oft recht undeutlich (Fig. 5 Taf. VI), zumal dann, wenn, wie oft, eine sich ziemlich dunkel tingirende Plasmahülle den Kern umgiebt, kann aber auch dann sehr scharf hervortreten (Fig. 4 Taf. VI). — Die ganze Erscheinung der „Chromatinansammlung" oder „Ballungsstadiums" ist von allen vielleicht die regelmässigste, denn ganz fehlte sie in keiner der untersuchten Wurzeln. — Der Kern liegt jetzt in den Zellen dicht unter der „meristematischen Pilzzone" oder auch in ihren eben inficirten Zellen. Seine anfänglich wandständige Lage hat er jetzt fast stets mit einer mittleren in der Zelle vertauscht (Fig. 8d Taf. VI). Ziemlich rasch vollzieht sich nun eine durchgreifende Aenderung der Structur. Die Grundsubstanz des Kerns färbt sich sehr dunkel, während überall kleine Chromatinkörnchen auftreten, und die grossen Ballen kleiner werden. Doch vermag ich nicht zu sagen, ob direct eine Spaltung solcher Kugeln in kleinere stattfindet, wenn auch manche Bilder solche Deutung zuzulassen scheinen, oder die Kugeln in toto kleiner, und neue gebildet werden. Die fast gleiche Färbung der Grundsubstanz mit den Chromatinkügelchen erschwert eine Untersuchung sehr. — Stets parallel diesen Veränderungen verliert der Kern seine bisher durchaus regelmässige runde Gestalt; er wird länglich (Fig. 8a—d Taf. VI), schnürt sich dann oft in der Mitte ein, sodass Bretzel- oder Lemniscaten-ähnliche Formen entstehen. Oft sind die Hälften gleich, aber auch mehr oder weniger ungleich, doch wird die Einschnürung wohl nie bis zur Fragmentirung getrieben. — So scharf charakterisirt diese Form sowohl in ihrem Aussehen, wie durch den Ort ihres Auftretens in den meristematischen Pilzzonen resp. in

Zellen, welche eben sich zu differenziren beginnen, ist, fehlt gerade sie häufiger selbst in sonst stark activirten Wurzeln, was auf eine nur kurze Dauer der Erscheinung schliessen lässt. Jedenfalls bildet sie das Band zu den in den differenzirten Zellen auftretenden Erscheinungen. So können auch schon in diesen Zellen runde Kerne liegen, mit Structuren, wie sie sonst erst weiter herauf in der Wurzel aufzutreten pflegen.

Von nun an ist zwischen dem Entwickelungsgang der Kerne der Verdauungszellen und der Pilzwirthzellen zu unterscheiden. — In den Verdauungszellen, während die Hyphen die ganze Zelle durch ihr rasches Wachsthum anfüllen, entwickeln sich aus den nur eingeschnürten Formen der Kerne weiter breite Verzweigungen und Fortsätze (Fig. 9 Taf. VI, Fig. 3 Taf. IV), die dem anfangs wohl stets in der Mitte der Zelle liegenden, von Hyphen rings umschlossenen Zellkern ein amöbenartiges Aussehen verleihen (Fig. 10a—e Taf. VI). Ob diese amöboiden Bewegungen sich langsam oder schnell vollziehen, wurde nicht untersucht, da ich erst zu einer Zeit auf die Erscheinungen aufmerksam wurde, als mir frisches Material nicht mehr zur Verfügung stand. Doch muss aus der ziemlich engbegrenzten Zone ihres Auftretens, ferner aus Bildern, in denen man noch das Einziehen und Ausstrecken der Fortsätze zu erkennen glaubt (z. B. Fig. 14, 15 Taf. VI), auf einen relativ raschen Verlauf geschlossen werden. — In den seltensten Fällen kann die Bewegung bis zur Fragmentirung getrieben werden. — Die Structur der Kerne hat inzwischen ein ganz verändertes Aussehen bekommen. Unregelmässige dichte und dünne durcheinander liegende Chromatinkörnchen lassen seine Structur grosskörnig flockig erscheinen, während ein fädiges Netzwerk so gut wie garnicht hervortritt (Fig. 12 Taf. VI). Dazwischen liegen erheblich grössere runde Chromatinkugeln, die jedoch von den grossen Nucleolen — ich konnte im Maximum bis acht zählen — deutlich unterscheidbar sind. Höchstwahrscheinlich entstehen die Nucleolen hier durch Neubildung, nicht durch Theilung aus vorhandenen. — Während die Hyphen sich aufzulösen beginnen, werden jene Fortsätze der Kerne immer feiner und feiner, sodass der Kern auch bei starker Vergrösserung noch wie fein gezähnelt erscheint (Fig. 11 Taf. VI). Auch treten Fälle auf, wo ein völlig runder Kern nach allen Richtungen ganz feine Fortsätze entsendet.

Jetzt oder schon früher kann der Kern, immer in amöbenartigen Formen, sich aus dem Hyphenknäuel herausbegeben, er

plattet sich dann oft an der Zellwand ab, während an der entgegengesetzten, in das Zellinnere hineinragenden Seite weiter amöboide Verzweigungen auftreten (Fig. 13a, b, 35, Taf. VI). Ist, was oft geschieht, der Zellkern in eine Ecke gerückt, ist das Bild besonders eigenthümlich (Fig. 14 Taf. VI).

Es ist nun äusserst interessant, dass der Kern durch seine Lage und Form in engster Beziehung zur Klumpenbildung steht. — Der Klumpen beginnt sich ausnahmslos nur dort zu bilden, wo sich der Kern befindet, während der Kern an der Seite, wo sich der Klumpen bildet, und oft nur dort, in Berührung mit dem sich umwandelnden Plasma, seine differenzirte Kernhaut völlig verliert und in feinsten Fortsätzen in den sich bildenden Klumpen hineinragt (Fig. 14, 16, 17, 19, 20, 21, Taf. VI). So beeinflusst auch die Lage des Zellkerns stark die Ausbildung simultaner oder localisirter Klumpenbildung. Zu gleicher Zeit schliesst die celluloseartige Masse die zusammengedrängten Hyphen meist nur dann ein, wenn der Kern sich aus den Hyphen heraus an die Zellwand begeben hatte. — An einer localisirten Stelle, und zwar dann meist in der Mitte der Zelle wird der Klumpen nur dann gebildet, wenn entweder der Kern noch mit Fortsätzen bis in die Mitte hineinragt — der Klumpen ist dann von 3 Seiten von den noch unverdauten Hyphen und an der vierten vom Kern begrenzt — oder auch noch ganz von Hyphen eingeschlossen ist (Fig. 9, Taf. IV, Fig. 14—21, Taf. VI). Liegt aber der Kern z. B. in einer längeren Zelle etwas zur Seite, beginnt auch unmittelbar ihm anliegend, also nicht mehr in der Mitte der Zelle die Klumpenbildung (Fig. 18, Taf. VI). — Liegt der Kern noch in der Mitte der Hyphen, während die Klumpenbildung beginnt, dann ist besonders schön der Zusammenhang zu sehen, der zwischen der Klumpenbildung und dem Zellkern besteht. Allerdings ist der Fall selten, dass sich der Kern wie ein Ring um den sich bildenden Klumpen legt (Fig. 21, Taf. VI), aber sehr häufig tritt die scharfe Abgrenzung der Membran nach Aussen, eine völlig unscharfe Begrenzung des Kernes nach der Seite des Klumpens hervor[1]) (Fig. 16, 17, Taf. VI). Häufig bildet sich auch um den in der Mitte liegenden Kern halbkreisförmig der Klumpen

1) Doch muss man sich hüten, einen schräg an der Kernwand ablaufenden Schnitt, der bei einem so grossen Kerne häufig auftritt, etwa mit einer unscharfen Abgrenzung zu verwechseln

aus. — Ist dann an solcher local begrenzten Stelle, die meist etwa die Hälfte der ganzen Pilzmasse umfasst, der Klumpen vollendet, zieht sich der Kern zurück, bekommt überall differenzirte Membran und begiebt sich in amöboiden Bewegungen nach Aussen (Fig. 15, 19, Taf. VI). Hatte der sich bildende Klumpen den Kern umfasst, entsteht an dieser Stelle eine mehr oder weniger tief in den Klumpen hineinragende Ausbuchtung, die aber auch zugleich ermöglicht, genau die Stelle zu bestimmen, an der der Kern vorher gelegen haben muss (Fig. 16 Taf. VI). — Dangeard (97), der bei *Ophrys* Kerne in solchen Höhlungen liegen sah, schliesst aus dem sich nicht färbenden Zwischenraum, dass der Kern den Klumpen auflöse, resp. verdaue[1]). Die geschilderte Entstehung dieser Ausbuchtungen zeigt, von allem andern abgesehen, wohl unzweideutig die Unrichtigkeit dieser Auffassung. Der Zwischenraum entsteht nicht durch Auflösung des Klumpens, sondern durch Zurückweichen der Kerne, resp. wenn der seltene Fall eintritt, dass der Kern ganz oder theilweise von dem sich rings bildenden Klumpen eingeschlossen wird, atrophirt der Kern und kann so von einem kleinen Hohlraum umgeben werden. — Der Kern bewegt sich nach aussen mit breiten oder oft sehr feinen Ausläufern. Während dieser Bewegung kann der Kern noch einmal jene fein granulirte Structur in sich dunkel färbender Grundsubstanz annehmen, wie sie für die meristematische Pilzzone charakteristisch war. — Ist der Kern an der Aussenseite angelangt, legt er sich stets, während der den inneren Klumpen umgebende Hyphenring weiter zum Klumpen ausgebildet wird, in gleicher Weise an ihn an, und wieder besitzt er, an der Seite, wo sich die celluloseartige Masse bildet, eine mit feinen Fortsätzen versehene Membran (Fig. 16, 17, Taf. VI). Nach beendeter Klumpenbildung rundet sich der Kern bei *Neottia* meist allseitig ab, und verharrt so bis zum Absterben der Wurzel, der Zellwand angelagert. Doch bleibt er auch öfters, wie es bei einigen anderen Orchideen die Regel ist, bis zuletzt dem Klumpen angelagert, in der Form, in der er zur Zeit der Klumpenbildung lag. — Die Abrundung der Kerne kann in allen Entwickelungsstadien gefunden werden (Fig. 5 Taf. IV). — Ein abgerundeter Kern befindet sich während der Klumpenbildung aber wohl nur in einem vorüber-

1) Dangeard sieht daraus im Zusammenhang mit den Arbeiten Hofer's, Balbiani's, Aqua's die weitgehendsten theoretischen Folgerungen.

gehenden Inactivitätszustand, und ist befähigt, unter geeigneten Bedingungen wieder in Activität zu treten. — Nur sehr selten enthielt der Kern der Verdauungszelle, in einer nicht nach Aussen communicirenden Höhlung, Körnchen, die die Osmiumsäure der Fixirungsflüssigkeit stark reducirten[1]), während in einem anderen Fall, allerdings in einer auch von dem anderen parasitären Pilz befallenen Zelle eine traubige, sich mit Safranin roth färbende Masse sichtbar wurde (Fig. 25 Taf. VI). Eine andere chromatolytische Absterbeerscheinung verrieth sich durch grosse runde, durch das ganze Gerüstwerk gehende, homogene Tropfen (Fig. 26 Taf. VI). — Nur ziemlich selten ist in Zellen mit fertigem Klumpen der Zellkern überhaupt verschwunden. Es kann nämlich — jedoch nur äusserst selten bei *Neottia*, dagegen häufiger bei anderen Orchideen — die sich bildende Cellulose den Kern von allen Seiten umgeben, ehe er sich nach Aussen zurückgezogen hätte, dann atrophirt er und scheint schliesslich in die Cellulosebildung mit aufzugehen. Meist aber verschwindet er wohl so, dass er während der Klumpenbildung von der Seite des Klumpens her, dem er mit verwaschener Membran anliegt, kleiner und kleiner wird, etwa Fig. 17 Taf. VI. Der typische Fall ist jedoch sicherlich, dass die Verdauungszellen schliesslich einen abgerundeten Kern enthalten.

In den sich bildenden Pilzwirthzellen rundet sich der Kern fast stets ab oder zeigt durch sehr geringe Verzweigungen nur schwache Bewegung an; er ist schon jetzt durchschnittlich kleiner als die Kerne gleichaltriger Verdauungszellen. Seine Structur ist anfangs ungefähr wie die der Kerne der Verdauungszellen grosskörnig-flockig, ohne jedoch wie jene unter Umständen eine feinkörnige Chromatinstructur in dunkler Grundsubstanz anzunehmen. Späterhin bekommt er ein ziemlich schwach färbbares feines Chromatingerüst, in dem grosse und unregelmässige Chromatinballen und Körner eingelagert sind (Fig. 22 Taf. VI) und dessen Membran sich sehr scharf abhebt. Bald hat er seine runde Form verloren, die mehr eckig und faltig wird, ohne jedoch an amöbenartige Bewegungen zu erinnern. Oft ist er auch von Hyphen mehr oder weniger eingeschnürt (Fig. 23, 24, Taf. VI), doch wird er niemals von ihnen durchwachsen[2]). Im Alter wird

1) Häufiger wurde das Gleiche bei *Listera* beobachtet (Fig. 42 Taf. VI).

2) Ein Durchwachsen der Kerne wird nur von Schlicht (89) für die *Mycorrhiza* von Paris beschrieben, doch konnte nie ähnliches von mir bei Paris gefunden werden, während auch seine Abbildung ganz andere Deutung zuzulassen scheint.

er kleiner und Chromatin-ärmer, seine Umrisse undeutlich, bis er zuletzt ganz verschwinden kann, jedoch meist ohne vorher chromatolytische Todeserscheinungen zu zeigen. — Durch Wirkungen, die die Verdauungszellen zur Zeit starker Stoffumlagerungen auf alle ihre Nachbarzellen ausüben, treten auch in den Pilzwirthzellen gewisse Complicationen auf. Wie die Kerne der übrigen Rindenzellen können dann auch diese Kerne schwach auch später die für die Verdauungszellen typische Structur, auch wohl sehr geringe Bewegungen zeigen. Dennoch ist selbst dann, wenn man mit den Erscheinungen vertraut, stets allein vom Kern aus zu entscheiden, ob eine Pilzwirthzelle oder Verdauungszelle vorliegt.

Um bei diesen Kernveränderungen die mehr individuellen und mehr allgemeinen Erscheinungen trennen zu können, sollen auch die Veränderungen in den Kernen von *Orchis maculata* und *Listera ovata* geschildert werden. — Der völlig ruhende Kern des Wurzelmeristems von *Orchis maculata* (Fig. 28 Taf. VI) besitzt eine sehr fein gekörnelte Grundsubstanz, während scharf differenzirte Chromatinkörnchen oder -Fetzen ausschliesslich der sehr deutlichen Kernmembran in grösseren Zwischenräumen aufgelagert sind. In einer lebhaft wachsenden Wurzel besitzen aber die meisten Kerne an ihrer Oberfläche viele grössere wohlausgebildete Chromatinkörner (Fig. 29 Taf. VI), während das Gerüstwerk sich etwas schwächer färbt. Sie sind die ersten Anlagen zu einer Theilung, da die Chromosomen an der Oberfläche gebildet werden (Fig. 30 Taf. VI), ohne dass vorher ein eigentlicher Kernfaden hervorträte. — In allen Stadien haben die Kerne fast stets nur einen Nucleolus. — In der nicht inficirten Wurzel wachsen die Kerne langsam heran (Fig. 37_2 Taf. VI). Ausser den anfänglich nur an der Peripherie liegenden gröberen Chromatinelementen sind später auch im Innern der Kerne zahlreiche mit Fäden verbundene Körnchen sichtbar.

Die Kerne einer inficirten Wurzel besitzen schon, wenn sie kaum das Wurzelmeristem verlassen haben, die Grösse der grössten Kerne einer nicht inficirten Wurzel (Fig. 37_4 Taf. VI). Die Chromatinkörnchen an der Peripherie haben sich sehr bedeutend vergrössert (Fig. 31 Taf. VI), sodass man sie für Chromosomen halten könnte, wenn nicht auch im Innern des Kernes einzelne Chromatinbrocken sichtbar wären. Kurz unter den neuinficirten Verdauungszellen werden diese Chromatinkörner in der sich dunkel färbenden Grundsubstanz undeutlich, während zu gleicher Zeit der Kern sich einschnürt, oft sich dabei eigenthümlich um sich selbst windet, sodass

wie dreikugelige Formen entstehen können (Fig. 32 Taf. VI). Zu dieser Zeit ist der Kern von einem sich ziemlich intensiv färbenden Plasma umgeben. Häufiger führen diese Einschnürungen zur Fragmentation. In den nunmehr bedeutend vergrösserten Kernen der Verdauungszellen mit einem sehr grossen Nucleolus wird dann die Grundsubstanz bald heller, und dicke, den ganzen Kern durchsetzende Chromatinstränge werden sichtbar, die auch im lebenden Material scharf hervortreten (Fig. 33, 34 Taf. VI). Sie verlaufen häufig in bestimmten Richtungen, sodass in Mikrotomschnitten, wenn sie quer geschnitten sind, oft nur gleich dimensionale Ballen sichtbar sind. Die Richtung der Streifung steht in deutlichem Zusammenhang mit der vorhergegangenen Bewegung der Kerne, d. h. sie verläuft den Auszweigungen parallel (Fig. 35 Taf. VI). Die Bewegung muss ziemlich compact sein, da feine Ausläufer nie gesehen werden. Bei einer localisirten Klumpenbildung liegt auch hier immer der Kern dem Klumpen an, während die innere Begrenzung meist unregelmässiger als die äussere ist (Fig. 33 Taf. VI). Bei der simultanen Klumpenbildung, die immer nur eintritt, wenn relativ wenig Hyphen in der Zelle sind, braucht der Kern, wie es scheint, nicht direct dem Klumpen anzuliegen, ist aber dann durch einen breiten Plasmastreifen mit dem sich bildenden Klumpen verbunden. Die peripherischen, bei *Orchis* fast stets nur Hyphen enthaltenden pilzbewohnten Zellen besitzen einen kleinen unregelmässig geformten Kern (Fig. 22 Taf. V), der in sehr feinem Gerüstwerk grössere Chromatinmassen enthält. — Zum Vergleich der verschiedenen Kernformen sei erwähnt, dass bei *Orchis* die Kerne des Leitparenchyms immer in tiefen Einbuchtungen gefaltet sind (Fig. 36a—c Taf. VI).

Die Kerne des Meristems von *Listera* haben ein gleichmässiges Gerüstwerk mit ein bis zwei Nucleolen. In nicht inficirten Wurzeln wächst der Kern regelmässig heran und liegt typisch im Primordialschlauch der Wand an (Fig. 38 Taf. VI). Die inneren Rindenzellen enthalten erheblich grössere Kerne wie die äusseren Zellen. — In der inficirten Wurzel wächst der Kern sehr schnell in den mittleren, später Klumpen-führenden Zellen heran. — Anscheinend ohne Zwischenstadium wird die Gerüststructur grobkörnig wie in den Verdauungszellen bei *Neottia* (Fig. 40 Taf. VI). Unterhalb der ausgebildete Klumpen führenden Zellen rückt er in die Mitte der Zelle, schnürt sich schon jetzt oder auch erst später ein und wird sehr häufig fragmentirt, sodass die Verdauungszellen sehr oft zwei

sehr grosse Kerne enthalten. Die Bewegung der Kerne geschieht augenscheinlich nur in der ganzen Masse des Kernes, da keine eigentlichen Fortsätze sichtbar sind. Häufig ist nur eine sackförmige Form (Fig. 39 Taf. VI), in der die Spitze entgegen der Bewegungsrichtung liegt, und nicht etwa als Hälfte eines fragmentirten Kernes aufzufassen ist. Wird nur ein kleines Stück vom Kern abgeschnürt, färbt sich dies oft sehr dunkel im Gegensatz zum übrigen Kern. — Nach Fertigstellung des Klumpens liegt der Kern fast stets in der Mitte der Zelle dem Klumpen an, ohne jedoch im Allgemeinen an der Berührungsstelle seine Membran zu verlieren. Sehr charakteristisch für diese Kerne sind ihre zahlreichen Nucleolen. — In manchen Wurzeln häufig, in andern weniger, liegt dem eigentlichen Nucleolus im gleichen Hofe ein sich hellbläulich färbender, meist etwas kleinerer zweiter an (Fig. 40, 41 Taf. VI), von ihm getrennt oder ihm angedrückt; in manchen Kernen treten nur solche Paare auf[1]).

Der Zellkern der äusseren pilzbewohnten Zellen, die ausser Hyphen hier meist rudimentäre Klumpen enthalten, ist kaum grösser, als ein normaler, also unverhältnissmässig kleiner als die Zellkerne der inneren Zellen (Fig. $38_{4,\,5}$ Taf. VI), während auch er meist dem rudimentären Klumpen anliegt.

Zur Deutung der Kernveränderungen.

Versteht man unter Chromatin alle sich chromatinartig färbende Substanz, so bestehen die Structurveränderungen des Kerns in einer Lageveränderung und Zunahme des Chromatins. — Normaler Weise ist solche Lageveränderung nur für die indirecte Kerntheilung bekannt, bei der in dem, sich zur Theilung anschickenden Kern das feinvertheilte Chromatin bis zu den dichten, etwa gleich grossen Chromatinmassen der fertigen Chromosomen zusammengeballt wird. — In ganz ähnlicher Weise wird nun auch bei *Neottia*, als erste Kernveränderung im Ballungsstadium, das fein vertheilte Chromatin zu abgesetzten, etwa gleich grossen Massen zusammengeballt, die hier wie dort ziemlich gleichmässig durch den

1) Sie entstehen vielleicht so, wie sie Braem 97: Die geschlechtliche Entwickelung vom *Plumatella fungosa:* Zoologica, herausgeg. von Leucart und Chun, Heft 23 (refrt. Montgommery: Comparativ Cytological studies with espectual regard to the morphologie of the Nucleolus 1898, Journ. of Phys.) angiebt, durch Substanzaustritt aus dem ursprünglichen Nucleolus.

ganzen Kern angeordnet sind. — In dem augenscheinlich dem Ballungsstadium von *Neottia* entsprechenden Zustand in der inficirten Wurzel von *Orchis*, in dem Stadium, das zwischen dem normalen und hypertrophirten Kern liegt, ballt sich ein grosser Theil des Chromatins zu Kugeln zusammen, die der Peripherie des Kernes aufgelagert sind, an derselben Stelle, wo die Chromosomen bei der Theilung gebildet werden. — Es ist nun sehr interessant, dass, bei der einzigen Lageveränderung des Chromatins, die ausser der indirecten Kerntheilung in der botanischen Literatur bisher beschrieben zu sein scheint, die Ballungen in den Kernen der gefütterten Drüsenzellen von *Drosera*, bei ihrer Entdeckung (Huie[1])) als wirkliche Chromosomen beschrieben werden konnten. Doch wurde von Rosenberg[2]) gezeigt, dass die Chromatinballen auch hier nur ähnlich den Chromosomen an der Kernperipherie entstehen, und nicht mit ihnen identisch seien.

Der Hauptunterschied zwischen der Prophase bei *Neottia* und dem Ballungsstadium scheint darin zu bestehen, dass sich das Chromatin, ohne dass vorher kugelige Massen entstehen, zu einem Faden zusammenlagert, der nachher in die relativ langen Chromosomen zerfällt, während bei der Ballung zu keiner Zeit ein Knäuelstadium zu entdecken ist, weder vor dem Auftreten der Kugeln, noch nachher. — Der Hauptunterschied bei *Orchis* besteht darin, dass bei der Ballung ausser den Chromosomen-ähnlichen Kugeln noch andere Chromatinfäden in der Kernhöhle vorhanden sind. — Wenn so auch Ballung und Kerntheilung nicht zu identificiren sind, machen verschiedene Gründe es mir doch wahrscheinlich, dass diese Chromatinansammlungen keine isolirt dastehenden Contractionserscheinungen sind, sondern in der That morphologisch den Anfängen der indirecten Theilung an die Seite zu setzen sind. — Man könnte sich vorstellen, dass in ähnlicher Weise, wie die Substanzvermehrung der Kerne sicherlich zum grossen Theil der auslösende Reiz für die Mechanik der indirecten Kerntheilung ist, auch hier dieser Reiz sich bemerkbar macht, aber, möglicherweise in ganz bestimmter zweckentsprechender Anpassung, ein Theil des complicirten Mechanismus versagt, die Theilung nicht zu Stande

1) Lily H. Huie: 1. Changes in the Cell-organes of *Drosera rotundifolia*, produced by Feeding with Eggalbumen. Quat. Journ. of Micr. Sc. 1897. 2. Further study of Cytological Changes produced in Dr. 1899 ibidem.

2) Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899.

kommt, und hierdurch dann die hypertrophirten und hyperchromatischen Zellkerne entstehen. Spricht für diese Auffassung auch schon das öftere Schwinden der Membran, die Verkleinerung des Nucleolus, und vor allem die Ansammlung stark tingirbaren Plasmas, wie es für die directe Zelltheilung typisch, so besonders das der Ballung folgende Stadium bei *Neottia* und *Orchis*. — Die innere Abstossung, die den Kern auf seine normale Grösse zurückzubringen strebt, scheint auch jetzt noch die Hälften, nunmehr auf directem Wege, auseinander zu treiben. Oft auffallend symmetrische Lemniscaten- und Bretzelformen entstehen, während die theils zusammenhaltenden, theils trennenden Spannungen den Kern sich schraubig winden lassen, und gleichzeitig die sich stark färbende Grundsubstanz, wie das den Kern umgebende Plasma hohen Activitätszustand verrathen[1]. Doch schon die Entstehung der hyperchromatischen Kerne von *Listera* und anderen Orchideen, wie die der Bakteroidenzellen, zeigt, dass keineswegs immer die sich bildende Hyperchromatie über ein sichtbares Stadium solcher unterdrückter Theilung führen muss.

In der Structur der hyperchromatischen Kerne kommen die individuellen Eigenschaften der Kerne sehr scharf zum Ausdruck. Während bei *Neottia* und *Listera* grosse Chromatinkugeln durch den ganzen Kern verstreut sind, tritt bei *Orchis* das Chromatin nur in Strängen auf; ebenso wie bei diesen Pflanzen ist auch für die oft sehr charakteristische Structur der hypertrophirten Kerne anderer Pflanzen gewiss, dass dieselben schon im Normalzustand vorgebildet sind. — Bisher sind von solchen individuellen Chromatinstructuren nur ganz besonders charakteristische Formen, Peters[2], Rosen[3], Zacharias[4] beschrieben worden. Es mag darauf hingewiesen werden, dass die grossen „Pseudonucleolen“ nur die ver-

1) Vielleicht ist so auch die normale Kernveränderung zu verstehen, die Korschelt 1891 (Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahr. A. u. O. IV, 1) bei der Eitheilung von *Dytiscus marginalis* beschreibt. Auch hier sollen solche Ballungen nur in Stadien zwischen der Normalgrösse des Kernes und dem übergrossen Kern der Eizelle auftreten und scheint dann die Richtungskörperbildung der Reifung deutlich auf eine vorher unterdrückte Theilung hinzuweisen.

2) Peters: Untersuchungen über den Zellkern in den Saamen, während ihrer Entwicklung, Ruhe und Keimung 1891. Rost. Inaug.-Diss.

3) Rosen: Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzelle. I. Cohn's Beiträge V, 1882.

4) Zacharias: Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen, Flora 1895, Ergänzungsband.

grösserten peripherischen Körnchen der Jugendform *(Lupinus, Cucumis)* vorstellen, und nicht mit unserem Ballungsstadium zu verwechseln sind. — Vielmehr, wie die individuellen Eigenschaften der Chromatinstructur, sind die der Nucleolen bekannt, aber auch diese treten in dem hypertrophirten Zustand noch schärfer hervor. Man vergleiche nur die 20 oder mehr Nucleolen der hypertrophirten Kerne von *Listera* und den einen grossen von *Orchis*. Auf eine Deutung der Erscheinung der beiden zusammenliegenden sich verschieden färbenden Nucleolen bei *Listera* möchte ich verzichten [1]). Es handelt sich hier wohl um ein anormal oder übermässig producirtes Stoffwechselproduct des Nucleolus. In gleicher Weise möchte das Vorkommen der Osmium-reducirenden Substanzen als anormaler Stoffumsatz anzusehen sein. — Am deutlichsten kommen aber vielleicht die individuellen Eigenschaften der Species in der Bewegungsform der Kerne zum Vorschein. Ganz wie verschiedene Sorten von Amöben verschiedenartige Bewegungen aufweisen, stehen hier den relativ feinen Verzweigungen von *Neottia* die compacteren von *Orchis*, und die sich fast nur in einer Einschnürung äussernden von *Listera* gegenüber.

Morphologisch schwer zu deuten sind die grossen unregelmässigen Massen von Chromatin, die in den Kernen der Pilzwirthzellen ausgeschieden werden. Es handelt sich hier wohl um Absterbeerscheinungen, die vielleicht der „Pyknose" der pathologischen Anatomen entsprechen. — Die biologische Bedeutung der hyperchromatischen Kerne der Verdauungszellen wird durch Vergleich mit den sonst bekannten Hyperchromatien erkennbar. Normaler Weise treten hyperchromatische Kerne bei Pflanzen auf: in keimenden Samen *(Lupinus, Cucumis)*, Geleitzellen *(Cucurbita)*, in Tapetenzellen, nach Rosenbergs [2]) und meinen Beobachtungen bei sehr vielen Pflanzen, in Endospermzellen, in gewissen Excretionszellen, schliesslich in den mit Eiweiss-artigen Stoffen gefütterten Absorptionszellen von *Drosera*; bei Thieren in gewissen Absorptions- und Excretionszellen. — Auch die nicht typisch einer Nahrungsaufnahme oder -Ausgabe nach Aussen angepassten Zellen sind jedenfalls alle solche mit besonders starkem Stoffwechsel. Durch die Tapetenzellen wird die Ernährung der entstehenden Pollen-

1) In der botanischen Literatur scheinen ähnliche Bildungen nur für Gallen von *Phytophus Schlechtendali* auf *Geranium dissectum* v. Molliard 97 beschrieben zu sein.

2) l. c.

körner besorgt. Ebenso ernährt sich der wachsende Embryo durch das Endosperm; für die Geleitzellen wird angenommen, dass sie mit der Production resp. Speicherung des Eiweisses der Siebröhren in Verbindung stehen. — Aber ebenso wie bei den Kernen der *Drosera*-Zellen nur die Verarbeitung bestimmter Stoffe mit Hyperchromatien verbunden ist, so scheinen auch, ganz wie dort, alle normalen Hyperchromatien nur im starken Stoffumsatz speciell eiweissartiger Substanzen [1]) bedingt zu sein. Denn viele typisch Kohlenhydrate (Zucker, Schleim) secernirende Zellen haben im Gegentheil häufig Kerne mit sehr schwach färbbarem Gerüstwerk. Während so wohl sicherlich die hyperchromatischen Kerne der Verdauungszellen der Orchideen, ebenso wie etwa die der Bakteroidenzellen mit derartigem starken Stoffumsatz zusammenhängen, ist es hier, wie in den übrigen Fällen fraglich, ob die Kerne nur quasi passiv ernährt werden, oder die Hyperchromatie wirklich der Ausdruck der für die Production und Verarbeitung dieser stickstoffhaltigen Stoffe nothwendigen Activität des Kernes ist. Für letztere Auffassung spricht, dass hier ganz besondere Anpassungen vorliegen, die den Zellkern hypertrophiren lassen. Sind dann die Kerne in die Verdauungszellen gelangt, erreicht allerdings erst in diesen Zellen mit starkem Stoffwechsel die Hyperchromatie ihren Höhepunkt, während in den Pilzzellen sehr schnell regressive Erscheinungen auftreten. — Dennoch glaube ich nicht, dass in den anormalen Fällen, das sind zumal Sarcome und Carcinome thierischer Gewebe, in pflanzlichen, die Kernveränderungen bei Anwesenheit zumal thierischer Parasiten, für die Kernhypertrophie, wie es Molliard (97) will, ein „Accroissement d'activité du Cytoplasme" als primärer Factor anzunehmen sei, sondern meine, dass dies durch Parasiten oder sonstige Umstände hervorgerufene Störungen im normalen Stoffwechsel seien. Der schnelle Untergang solcher Kerne spricht im Gegentheil dafür, dass trotz der Uebernährung eine eigentliche Activität nicht zu Stande kommt [2]).

In den Kernen der Verdauungszellen wird dagegen gerade zugleich mit dem Chromatinreichthum und wahrscheinlich im engsten

1) Strasburger: Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. 1880 weist schon auf die wahrscheinliche Antheilnahme des Kernes bei der Bildung der Eiweisssubstanzen hin.

2) Ich hoffe in nicht allzu langer Zeit, bei Gelegenheit der Untersuchung der durch thierische Parasiten hervorgerufenen Zellveränderungen näher darauf eingehen zu können.

Zusammenhang mit ihm[1]) eine gewaltige Activität des Kernes erzeugt, die zumal in der amöbenartigen Form und Verzweigungen zum Ausdruck kommt. Im Gegensatz zu den Einbuchtungen und Faltungen altersschwacher Kerne, wofür die Kerne des Leitparenchyms von *Orchis* oder auch die Kerne der Pilzwirthzellen von *Neottia* als Beispiel dienen mögen, documentiren sie ein unaufhörliches Wechselspiel von Expansionen und Cohäsionen. Sicherlich sind die Bewegungen ganz unabhängig von der Umgebung und so stark, dass sie die Hyphen zur Seite drängen können. — Ganz entsprechende Kernformen und Bewegungen scheinen bisher von andern Pflanzen garnicht beschrieben worden zu sein. Abgesehen von den typisch zur Fragmentation führenden Kernformen, sind damit nur einige Kerne sehr stark ernährter Zellen, zumal typischer Nährzellen zu vergleichen. Es sind wieder die Tapetenzellen und Endospermzellen, ferner Zellen der Kleberschicht, und die vegetativen Zellkerne der Pollenkörner, die für die Ernährung der generativen Kerne von Wichtigkeit sind. — Um vieles häufiger sind ähnliche Fälle in thierischen Zellen, die in ausführlichster Weise von Korschelt[2]) zusammengestellt wurden. Er meint die Bedeutung aller dieser Erscheinungen in der Oberflächenvergrösserung sehen zu müssen und legt ihr für die postulirte Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma erheblichen Werth bei. Wenn auch die Auflösung, resp. Verdauung der Pilzhyphen von der Stelle, wo sich der Kern befindet, oft unabhängig ist, wäre es doch denkbar, — nach den Experimenten von Hofer[3]) und Verworn[4]), die zeigen, dass die Verdauung in kernlosen Plasmastücken nur sehr schwach ist —, dass für solche Wechselwirkungen besonders den, während der Verdauung auftretenden, feinen Verzweigungen bei *Neottia* Bedeutung beizulegen ist.

Wenn auch so sicherlich eine Hauptbedeutung aller dieser Kernveränderungen in der Nahrungsaufnahme liegt, ist dennoch die innige Beziehung zu einem andern Process — und das macht

---

1) Die meistens hyperchromatischen Kerne scheinen von der runden Form abzuweichen, vergl. z. B. Flemming: Weitere Beobachtungen u. s. w. 1888. Arch. f. mikrosk. Anat. 33.

2) l. c.

3) Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf d. Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1890. XXIV p. 105.

4) Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüg. Archiv LI, 1891. Biologische Protistenstudien I. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVI. 1888.

die Deutung der Veränderungen schwieriger — nicht ausser Acht zu lassen: die Ausscheidung und Umwandlung des Plasmas in die Membranstoffe des Klumpens. — Klebs[1]) hat zuerst die Frage des Einflusses der Kerne auf die Bildung der Zellmembran untersucht, und mittelst plasmolytischer Methode die Abhängigkeit der Bildung von der Anwesenheit des Kernes behauptet. Haberlandt[2]) hat dann beschrieben, wie der Kern häufig der Stelle einseitiger Wandverdickung oder Wachsthums der Zellmembran anliegt, resp. mit ihr durch quer die Zelle durchsetzende Plasmastränge verbunden ist. Doch wurde ihm weiterhin vielfach eingewendet, dass dies noch nicht eine besondere Antheilnahme des Kernes documentire, sondern dass der starke Nahrungsverbrauch an dieser Stelle einen starken Plasmastrom nöthig mache, der dann mehr zufällig den Kern mit sich reisse. Palla[3]) will auch an kernfreien Plasmastücken Cellulosebildungen gesehen haben, während Townsend[4]) im Anschluss an Pfeffer[5]) dies auf feine Plasmaverbindungen zurückzuführen sucht. Strumpf[6]) deutet diese Erfahrungen so, dass kernlose Stücke sehr junger Zellen in Folge starken Nährgehalts noch zur Membranbildung befähigt seien, ältere dagegen nur bei Anwesenheit des Kernes mit seinem reichen Gehalt an Proteïnen. So leugnet er die Bedeutung der Kerne bei der Membranbildung, meint auch, dass sonst die Kerne in Zellen mit sehr reger Membranbildung besondere Beschaffenheit erkennen lassen müssten. — Der augenscheinliche Zusammenhang zwischen dem Kern und der starken Membranstoffbildung im Klumpen ist nun in mancher Hinsicht entscheidend. Hier in Zellen mit überreichem Nährmaterial bildet sich die Cellulose nur in unmittelbarer Berührung mit dem Kern, der Kern aber zeigt deutlich dadurch, dass seine Membran an der Seite der Cellulosebildung verwaschen wird, und er feine Ausläufer entsendet, welche starken Wechselbeziehungen zwischen Kern und dem sich umwandelnden Plasma

---

1) Ueber den Einfluss der Kerne in der Zelle. Biol. Centr. 1887 VII.

2) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

3) Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 1890, 314.

4) D. Einfluss d. Zellkerns auf d. Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botan. 1897 XXXI.

5) Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen u. s. w. Kg. sächs. Acad. d. Wiss. XVI.

6) Strumpf, Zur Histologie der Kiefer. Krakau. Abh. d. Acad. 1899.

vorhanden sein müssen. — Eine ganze Reihe von Bildern, zumal aber das manchmal eingetretene Verschwinden der Kerne am Schluss der Klumpenbildung, sind sogar wohl nicht anders zu deuten, als dass in der That direct stofflich bei der Cellulosebildung ein Substanzverlust der Kerne eintritt, der schliesslich bis zu seiner völligen Atrophie führen kann[1]). — Nur wieder auf thierischem Gebiete, bei der Ausscheidung der aus schwammigem Chitin bestehenden Eistrahlen von *Nepa cinerea* und *Ranatra linearis* (Korschelt) ist in den Doppelzellen ein schönes Analogon gegeben. Beide Zellkerne sind, ganz wie hier, wo die Bildung dort des Chitins, hier der Cellulose stattfindet, mit feinen Fortsätzen versehen, während nach Aussen der Kern scharf umgrenzt erscheint.

Die zweckdienliche Vertheilung der Kernsubstanz durch die ganze Zelle wird bei *Listera*, *Lecanorchis* und anderen Orchideen durch die häufige Fragmentation erreicht. — Es ist interessant, dass ganz entsprechende Fragmentationen während der Cellulosebildung in den Embryosackauswüchsen von *Pedicularis*, *Veronica*, *Plantago* [Tischler[2]), Buscalioni[3])] vorkommen, denen voraussichtlich für die Celluloseproduction gleiche Bedeutung zukommt: Vermehrung der Kernsubstanz und Vertheilung derselben durch die ganze Zelle[4]).

So ist, wie bei den directen Kerntheilungen in den Internodialzellen von *Chara*, diesen Kerntheilungen eine ganz bestimmte, physiologische Bedeutung beizulegen. Sicherlich sind sie bei den Orchideen keine Absterbeerscheinungen, sondern sie treten im Gegentheil zur Zeit der höchsten Activität auf, ebenso wie auch die Theilstücke noch starke Lebenskraft verrathen. So ist die jüngst von Pfeffer[5]) geäusserte Anschauung, auch in der Amitose

1) Vergleiche dazu die Rosen'sche Angabe über die Antheilnahme der Kerne in der Hautbildung der Myxomyceten. Beiträge z. Kenntniss etc. II. Cohn's Beitr. VII dagegen: Jahn: Z. K. d. Schleimpilzes *Comatricha obtusata*. Schwendener, Festschrift 1899.

2) Ueber die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose im Embryosack bei *Pedicularis*. Bonn. Diss. 1899.

3) Contributione allo studio della membrana cellulare, Bd. III 1893. Malpighia VI. u. Acad. Turino II, XLIII.

4) Vergl. hierzu: Strasburger: Ueber die Wirkungssphäre der Zellkerne und die Zellgrösse. Hist. Beitr. 1893 V.

5) Ueber Erzeugung und Bedeutung der Amitose. Sitz.-Ber. der kgl. sächs. Acad. d. Wiss. 1899.

ebenso eine physiologische Leistung der Kerne zu sehen, wie in der Mitose, auch für diesen Fall sicherlich richtig. Da es sich hier augenscheinlich nur darum handelt, die Kernsubstanz zu einer ganz bestimmten physiologischen Leistung zu vermehren, kam es aber nicht mehr darauf an, eine Erbgleichheit der Stücke erzielen zu wollen.

Dagegen ist es mir bis dahin noch nicht geglückt, in irgend welchen, von Zellneubildungen begleiteten Theilungen in höheren Pflanzen mit Sicherheit directe Kerntheilungen zu beobachten. Auch in den äusserst schnell und unregelmässig wachsenden Wucherungen der Gallplasteme konnten nur indirecte Theilungen beobachtet werden, falls die Zelle zu einer Weitertheilung befähigt war, sodass die Sicherstellung directer Kerntheilung im entwickelungsfähigen Callus hohes Interesse beanspruchen müsste.

Capitel III.

Das Zusammenleben.

Man könnte sagen, alle Veränderungen des Pilzes und der Pflanze während ihres Zusammenlebens sind nur Episoden eines erbitterten Kampfes. Dort in den Pilzwirthzellen wird der Pilz niemals besiegt, während die von ihm befallene, mit ihm kämpfende Zelle dahinsiecht; hier in den Verdauungszellen stirbt der Pilz nach oft heftiger Gegenwehr schliesslich vor der Uebermacht der Pflanzenzelle.

Die Verdauungszellen.

Der Protoplast der Verdauungszellen ist ein heimtückischer Gegner. Meist beginnt er nicht früher sein offenkundiges Zerstörungswerk, ehe sich nicht die Zelle mit dichtem Pilzknäuel erfüllt hat. Aber schon bald nach dem Eindringen des Pilzes übt er seine corrumpirende Wirkung aus. Der Pilz wird in dem üppigen Medium veranlasst seine kräftigste Waffe, die starke Membran nicht mehr zu entwickeln. Hat er sich einmal dieses Schutzes begeben, entflieht er nie mehr dem Grabe der Zelle. Er wird getödtet, im wahrsten Sinne des Wortes verdaut, und seine für die Pflanze unbrauchbaren Theile excrementirt. Welche Anstrengungen aber die Pflanzenzelle machen muss, seiner Herr zu werden, wie sie auch dann noch mit dem Pilz quasi kämpfen muss, kann aus der ins Colossale gesteigerten Activität der Kerne geschlossen

werden. — Der Verdauungsvorgang ist durchaus vergleichbar demjenigen, der sich bei den Insecten-fressenden Pflanzen vollzieht. Nur während dort die Verdauung extracellulär stattfindet, ist sie hier intracellulär, etwa nach dem Modus der nicht von festen Zellwänden umschlossenen Amöben. Sogar die Veränderungen der Zellkerne ähneln anfänglich sehr denen, welche bei der Insectenverdauung in *Drosera* auftreten, wenn sie auch auf allgemeinere Vorgänge der Nahrungsaufnahme resp. Activität zurückgeführt werden mussten. — Die Hautschicht, der von mancher Seite die alleinige Befähigung zugesprochen wird, die den Zellen zusagenden Bestandtheile auszuwählen, kommt hier augenscheinlich garnicht mehr in Betracht, sondern das lebende Plasma auch des Dermatoplasten scheint überall diese Fähigkeit zu besitzen[1]).

Für diese Zellen treffen also durchaus Frank's (91) Vorstellungen von den pilzverdauenden Pflanzen zu. Pfeffer (97) hatte sie jedoch mit Recht, so lange keine genaueren Angaben vorlagen, als unerwiesen hinstellen können. Er hatte gemeint, dass „ein solcher Schluss auch dann noch nicht gerechtfertigt wäre, wenn die normal abgestorbenen Pilzfäden von der Wurzel ausgenützt würden. Denn in solcher Weise werden auch die zu Grunde gegangenen Bakterien und Pilze in einer Reinkultur sogar von ihresgleichen aufgezehrt“ (p. 359). Dagegen konnte hier gezeigt werden, dass ausnahmslos und auf sehr ungewöhnliche Art diese Hyphen in den Zellen absterben, d. h. direct getödtet werden, und dass hierzu die Pflanze, theilweise wenigstens sicherlich angepasste, eigenthümliche Veränderungen aufweist, die sich in jeder Beziehung als typisch für nahrungsaufnehmende Zellen erweisen. Nur mit Ausserachtlassung aller dieser Erscheinungen könnte man behaupten, dass diese Verdauung in den Zellen vielleicht doch nur eine unbedeutende Nebenerscheinung ist, nachdem die Hauptnahrungsaufnahme schon vorher, während des ungestörten Lebens der Hyphen, sei es direct durch osmotischen Austausch, sei es durch ihre fermentativen, assimilatorischen oder dissimilatorischen Wirkungen auf das umgebende Medium geschieht. Beachtet man aber, welche äusserst kurze Zeit zwischen dem Einwandern des Pilzes in solche Zellen wachsender Wurzeln und der beginnenden Verdauung verstreicht, wie der entwickelte Pilz sofort verdaut wird,

1) Ueber die Anwesenheit typischer Verdauungssäfte wurden keine Versuche angestellt.

so scheint auch dieser Einwand hinfällig. Es könnte sich hierbei nur um äusserst geringe, kaum in Betracht kommende Wirkungen handeln.

Sehr bedeutsam erscheint die Allgemeinheit, mit der solche mit dichter Nährsubstanz erfüllten hypertrophirten Organe bei fast sämmtlichen endotrophen *Mycorrhiza*-Pilzen auftreten, und schliesslich von der Pflanze resorbirt werden. Schon Frank (91) konnte, um die Verdauung der Pilze in Orchideen wahrscheinlich zu machen, auf die Bakteroiden der Leguminosen, auf die Eiweissbläschen der Erle, auf die dichten Pilzknäule der Ericaceen hinweisen. Inzwischen haben die Arbeiten Groom's (95a, b) und Janse's (96) die Anwesenheit der „Sporangiolen“ in fast allen Mycorrhizen gezeigt. Wir haben hier den umfassenden Verdauungsprocess der Orchideen in seinen Einzelheiten kennen gelernt. So scheinen diese Organe sehr wichtig zu sein. Der Pilz muss degeneriren, um von der Pflanze ausgenutzt werden zu können, sie ist nicht im Stande der lebenden Pilzzelle alle nöthigen Stoffe zu entziehen. — Da aber bei *Neottia* die Hyphen von zwei Dritteln aller Zellen sofort der Degeneration, Auflösung und Verdauung anheimfallen, sie zugleich, die für die Nahrungsaufnahme und Abgabe wichtigste Stelle der pilzbewohnten Schicht nach aussen und innen einnehmen, lässt einen Analogieschluss auch allen übrigen solchen Degenerationsprocessen in endotrophen Mycorrhizen eine hervorragende, vielleicht Hauptbedeutung beilegen.

Da nun entgegengesetzt der herrschenden Meinung festgestellt wurde, dass der Pilz mit seinen nur spärlich und unregelmässig nach aussen tretenden Hyphen unmöglich als Absorptionsorgan aufzufassen sei, kann nur der Pilz in der Pflanze selbst alle Nahrungsstoffe zur Erzeugung dieser Hypertrophien finden. Die Producte, die die Pflanze ihm entnimmt, wären also dann dieselben, die sie selbst aus dem Substrat aufgenommen, die Function des Pilzes in der Zelle wäre nur, diese Stoffe in seinem Körper dissimilatorisch oder assimilatorisch umzuändern, jedenfalls für die Pflanze nutzbar zu machen. — In dieser Beziehung würde sich dann der Pilz nicht anders verhalten, wie die zu Bakteroiden sich verändernden Bakterien der Leguminosen oder der Wurzelpilz von *Alnus*, die ebenfalls nur durch das Plasma der Wirthzelle hindurch mit der Aussenwelt in Verbindung stehen, allerdings nach der herrschenden Auffassung auch nur gasförmigen Stickstoff zu assimiliren haben.

Die Pilzwirthzellen.

Eingeschlossen auf beiden Seiten von den Verdauungszellen, abgeschlossen durch sie von der directen Verbindung nach Aussen und Innen, liegen die Zellen, in denen der Pilz normaler Weise nie stirbt, die Pilzwirthzellen. Nicht wie in den Verdauungszellen hat der Zellkern jene übermässige Activität und bleibende Grösse. Nach wenigen Bewegungen scheint die Zelle, wenn wir als ihren Repräsentanten den Zellkern nehmen, der Uebermacht sich zu fügen. Der Kern wird kleiner und kleiner, kann schliesslich gänzlich atrophiren. Die Unterschiede zwischen dem Kern der Verdauungszellen und dem Zellkern der Pilzwirthzellen tritt in gewisser Weise noch schärfer bei den andern Orchideen hervor. — Hier unterscheiden sich die Kerne der typisch nach Aussen liegenden klumpenlosen oder nur rudimentäre Klumpen enthaltenden Zellen — Pilzwirthzellen in weiterem Sinne — wenig odr garnicht von dem Kern der nicht inficirten Zellen, aber sehr scharf von dem hypertrophirten und hyperchromatischen Zellkern der immer Klumpen enthaltenden Verdauungszellen [1]). Wie aber die Kerne der Verdauungszellen der andern Orchideen nicht jene hohen Activitätszustände der Kerne von *Neottia* zeigen, so werden auch die Kerne ihrer Pilzwirthzellen nicht in dem Grade von dem Pilz mitgenommen, wenn sie auch gewisse Zeichen lebensschwacher Zellen verrathen. Die Pflanze kann auch diese Zellen nicht in dem Maasse dem Pilze zum Opfer bringen, da sie durch ihre peripherische Lage noch für andere Zwecke, zumal der Nahrungsaufnahme der Pflanze dienstbar sein müssen.

Nicht so leicht wie die Bedeutung der Verdauungszellen ist die der Pilzwirthzellen aus ihrem anatomischen Verhalten zu erkennen, doch sind auch hierfür einige Anhaltspunkte gegeben. Die gleichen Gründe, die die Auffassung der Ringhyphen mit ihren Modificationen als Stamm des Pilzes unmöglich machten, sprechen auch gegen ihre physiologische Bedeutung als Leitorgane des Gesammtpilzes, der alle Auszweigungen mit den nöthigen Nährstoffen versorgt oder deren Producte ableitet. Aber auch von der anatomischen Unmöglichkeit abgesehen, könnte es sich, da ja eine

---

1) So ist auch mit ziemlicher Sicherheit zu sagen, dass die beiden Arten Zellkerne, die Dangeard 97 für *Ophrys* beschreibt und von deren Bedeutung er sich keinerlei Vorstellungen machen kann, eben die Zellkerne der Pilzwirth- und Verdauungszellen gewesen sind.

Leitung vom Substrat nach Innen für *Neottia* nicht in Betracht kommt, nur um die Zuleitung von Nährstoffen aus den meristematischen Pilzzellen handeln. Da die Verdauungszellen aber sehr bald nichts weiter vom Pilz als den absolut todten Excrementklumpen enthalten, wäre es völlig unnöthig, dass diese Hyphen dann noch selbst weiter am Leben blieben, was ganz ausnahmslos und noch sehr lange der Fall ist. — Da weiter für die endotrophe *Mycorrhiza* im Allgemeinen angenommen wird, dass ihre Hauptbedeutung in dem Nahrungsaustausch zwischen den lebenden Hyphen und dem Plasma der Wirthszelle besteht, dies aber für die Verdauungszelle nicht oder kaum in Betracht kommen kann, könnte man einen regen Stoffaustausch in diesen Zellen vermuthen. Es liesse sich auch denken, dass der Pilz auf die rohen Nahrungssäfte der Zelle eine fermentative Wirkung ausübe. Für solche Auffassung könnte dann vielleicht noch das trübe und reiche Plasma dieser Zellen ins Feld geführt werden. Dennoch kann nicht angenommen werden, dass die Pflanze aus diesen Zellen irgendwie erhebliche Nahrungsmengen aufnimmt. Es ist überhaupt undenkbar, Zellen, die solche Function hätten, eine hierfür ungünstigere Stelle in der pilzbewohnten Schicht anzuweisen, wo sie sowohl nach aussen wie nach innen durch die mit todten Klumpen erfüllten Verdauungszellen abgeschnitten sind, während sie doch von Aussen den rohen Nahrungssaft aufnehmen, nach Innen den veränderten abgeben müssten. Ferner zeigt der Zellkern nicht die Veränderungen, welche Zellen mit starkem Stoffwechsel zu haben pflegen; er ist eher der Zellkern einer unterernährten Zelle. Aus der starken Plasmavermehrung und seiner Trübung ist aber, wie das analoge Verhalten des Plasmas beim Eindringen sicherlich rein parasitärer Pilze zeigt, kein Schluss auf die Nahrungsaufnahme durch diese Zellen zu ziehen. — Wenn also diese Zellen für die Wirthspflanze keinen Nutzen haben, wird man ohne Weiteres dazu geführt, dem andern Symbionten, dem Pilz, den alleinigen Vortheil aus dieser Differenzirung zuzuweisen, während er in den Verdauungszellen nur Schaden erlitten hat. Zwar tödtet der Pilz nicht die Pflanzenzelle, wie der Protoplast in den Verdauungszellen den Pilz, muss er doch auch von ihr bis zum Schluss der Vegetationsperiode ernährt werden. Er verhält sich so nur genau wie viele andere nicht kteinophyte Parasiten. — Da ein grosser Theil des Pilzes sich zum Schutz gegen das Plasma mit starker Membran versieht, die wenig zur Nahrungsaufnahme geeignet erscheint, ist er gezwungen, zu dieser parasitischen Lebensweise

feine Hyphen zu entsenden, die zur Nahrungsaufnahme die Zelle nach allen Richtungen durchsetzen, die Haustorienhyphen. In diesen Zellen vermag dann auch der Pilz die Rindenhyphen auszubilden, Organe, die den Tod der Mycorrhizen überleben und auch wohl geeignet erscheinen, ausserhalb der Pflanze die Strapazen des Winters zu überdauern. — So findet der Pilz, ganz allgemein gesprochen, seine Nahrung, Schutz und Sicherheit der Fortpflanzung, während er dafür in den anderen ein Theil seiner selbst opfern muss. Dies erscheint aber wichtig genug, alle Anpassungen zu erklären, wenn nur der Organismus als ein solcher erhalten bleibt. Es ist nicht anders, als wenn bei den Polysiphoneen nur die Geschlechtsthiere directe Nachkommen haben, nicht anders, wie sich mutatis mutandis alle Zellen der Keimbahnen zu den somatischen Bahnen verhalten.

Muss aber diese Bedeutung den Pilzwirthzellen der sicherlich hochdifferenzirten *Neottia* beigelegt werden, so ist vielleicht auch der Pilz in den peripherischen Pilzzellen anderer Orchideen, der bisher ausschliesslich als Leitorgan zwischen dem Substrat und den inneren Piltheilen angesehen wurde, nur parasitärer Natur [1]). Hier brauchen andererseits einzelne Zellen dem Pilz nicht völlig geopfert zu werden, da die peripherische Lage der Hyphen, ihr Aufenthalt in den Wurzelhaaren, und nicht zum Wenigsten ihre Verbindungen nach Aussen ihnen vielmehr Gelegenheit zu geben scheint, sehr bald, wenn es nothwendig, aus der parasitischen Lebensweise in die saprophytische, aus der sie sicherlich hervorgegangen, zurückzukehren.

Für viele andere *Mycorrhiza*-bildenden Pilze ist die Erhaltung des Pilzes durch eine andere besondere Entwickelungsweise zu Stande gekommen. Es werden hierzu die „Vesikel“ mit ihren dauerhaften Membranen gebildet. Doch zeigt auch hier noch die periphere Lage der Gebilde in Zellen, in denen überhaupt die

---

1) Auch Frank (92) scheint ähnliches zu glauben. „Hier dürfte jedoch der Pilz bei der Nahrungsaufnahme in der Wurzel nicht so ausschliesslich in Betracht kommen, da er ja nicht die Oberfläche derselben einnimmt, sondern innerhalb der Zelle lebt, und wenn er auch mit einzelnen Fäden an die freie Wurzeloberfläche reicht, so scheint doch die letztere selbst nicht unbetheiligt an der Nahrungsaufnahme zu sein, und es ist auch nicht ohne Weiteres zu entscheiden, ob nicht der Pilz selbst von der Wurzel mit Nahrungsstoffen versehen wird.“

Hyphen keine Degenerationserscheinungen entdecken lassen, dass diese Zellen wenigstens zum Theil die Functionen der Pilzwirthzellen haben [1]).

Der Gesammtorganismus.

Während in jeder Einzelzelle der *Mycorrhiza* von *Neottia* ein Kampf auf Leben und Tod zwischen den Symbionten gekämpft wird, ist das Gesammtbild der *Mycorrhiza* ein Muster für Gesetzmässigkeit und Ordnung. Wie in einem einheitlichen Organismus ist genau vorhergesehen, welche Zellen pilzbewohnt sind, und in welchen von ihnen der Pilz die Oberhand gewinnen soll. — Zu keinem so einheitlichen gesetzmässigen Organismus haben sich die Symbionten bei den andern Orchideen entwickelt. Sind auch hierzu in der überall auftretenden Schichtenbildung die ersten Anfänge gegeben, ist doch den einzelnen Symbionten ein viel weiterer Spielraum für ihre Entwickelung gelassen. Es kann noch vorkommen, dass in einer Zelle der anscheinend überwundene Pilz die schon fast siegende Zelle tödtet: Pilzüberwucherung bei *Cephalanthera*; oder auch, dass der eine Symbiont im ganzen Organismus dem andern geopfert wird, wenn nämlich der Pilz in der ganzen Wurzel verdaut wird.

Für *Neottia* laufen alle Anpassungen in ihren Hauptzügen darauf hinaus, in bestimmten Zellen einen Pilz zur späteren Verspeisung zu ziehen, und in andern möglichst abgesondert gelegenen Zellen dem Pilz eine gesicherte parasitäre Lebensweise zu ermöglichen — also eine typisch mutualistische Symbiose mit sichtbarem Vortheil für beide Theile.

Dennoch, in welchen chemischen Qualitäten diese Vortheile eigentlich bestehen, welche Fähigkeiten zur Verwerthung der aus dem Substrat aufgenommenen Nahrung dem einen abgehen oder dem andern in erhöhtem Maasse zukommen, darüber kann aus

---

1) Eine sehr typische, noch genauer zu untersuchende, nicht in Schichten auftretende Differenzirung in Pilzwirth- und Verdauungszellen, dort mit dicken braunen, nie degenerirenden, hier mit feinen, sehr schnell degenerirenden Hyphen scheinen auch die Ericaceen — ich untersuchte *Vaccinium* und *Erica* — zu besitzen. Frank, Lehrbuch, Fig. 164 C giebt eine solche Abbildung, doch ohne entsprechende Deutung von *Andromeda polifolia*, während in Pfeffer (97) Fig. 54 von *Calluna* wohl nur Pilzwirthzellen abgebildet sind.

diesen rein anatomischen Untersuchungen kein positiver Schluss gezogen werden. Es kann nur auf Grund dieser Thatsachen die Wahrscheinlichkeit der aufgestellten Theorien geprüft werden. — Da so gut wie alle Saprophyten solche Mycorrhizen besitzen, wurde die Bedeutung des Pilzes in der Assimilation organischer Substanzen gesehen, da „der Pilz eine besondere Fähigkeit für den osmotischen Durchgang organischer Nahrung entwickelt, und dann die Uebertragung in die höhere Pflanze verhältnissmässig leicht ist" (Mac Dougal 99a). Bei *Neottia* scheinen jedenfalls osmotisch alle zur Ernährung dienenden Stoffe direct von der Pflanze aufgenommen zu werden. Andererseits scheint eine Uebertragung von hochmolecularen Stoffen vom lebenden Pilz auf die Pflanzenzelle in diesem Falle[1]) gerade recht schwer zu sein, da die Pflanze, um sie zu verwerthen, anscheinend gezwungen ist, den Pilz vorher zu tödten. — Frank (92) lässt die Frage unentschieden, ob es sich um Nutzbarmachung der Kohlenhydrate oder Stickstoff-haltiger Stoffe des Bodens für die Pflanze handele. — Der Ueberschuss des Cellulosevorraths, wie er sich bei der Klumpenbildung documentirt, deutet eher auf letzteres hin. Auch soll bei andern näher bekannten Symbiosen der Pilz für die Beschaffung des Stickstoffes Sorge tragen: Bakterien der Leguminose, *Frankia* in Alnus, Flechten. So wäre es in der That möglich, dass „es sich um die Assimilation von Ammoniaksalzen handelt, die für die meisten Pflanzen eine weit schlechtere Stickstoffnahrung sind, als Salpetersalze, die gerade im Waldboden öfters nur spärlich vorhanden sind" (Pfeffer 97). Dagegen macht der gänzliche Mangel von Intercellularen in der pilzbewohnten Schicht, von andern dagegen sprechenden Gründen abgesehen, Janse's (96) Annahme, dass es sich bei den Mycorrhizen-Symbiosen überall um die Verwerthung des Stickstoffes der Luft handelt, sehr unwahrscheinlich[2]).

Die ständige Symbiose der chlorophyllfreien Pflanze mit Pilzen[3]) hat naturgemäss einen Zusammenhang der Kohlenstoff-

---

1) Anders vielleicht bei Flechten und ectotrophen Mycorrhizen.

2) Eine Stickstoffassimilation aus der Luft wird von Nobbe und Hiltner (99) für die *Mycorrhiza* von *Podocarpus*, wie jüngst für die Früchte von *Lolium temulentum* mit ihrem Pilzmycel behauptet.

3) Ausgenommen sind nur: *Wullschlegelia aphylla* (Johow 89) und *Cephalanthera oregana* (Mac Dougal 99a).

gewinnung sehr nahe gelegt. Dennoch ist man nicht berechtigt, die Reduction des Chlorophylls in directen Zusammenhang mit dem Auftreten der *Mycorrhiza* zu bringen. — So lange noch die Gesammtbiologie und Physiologie der humusbewohnenden Pflanzen so wenig bekannt, die exceptionellen Factoren der Chemie des Substrates, der Feuchtigkeit des Bodens und der Luft, des Lichtmangels so wenig untersucht, erscheinen alle solche Schlüsse sehr gewagt. Nur experimentell-physiologische Untersuchungen aller Ernährungsbedingungen können darüber Aufschluss geben, für die diese genaue anatomische Untersuchung vielleicht auch eine wünschenswerthe Vorarbeit ist.

Resultate.

1. Der wurzelbewohnende Pilz besitzt sehr wenige und unregelmässige Verbindungen nach Aussen, die für die Nahrungsaufnahme der Mycorrhizen nicht in Betracht kommen können.

2. Die Seitenwurzeln werden meist vom Rhizom aus inficirt.

3. Ausschliesslich und ausnahmslos sind in der Wurzel die 3—4 ersten Zellschichten unter der Exodermis bewohnt; im Rhizom und Stengel können bis 6 Zellreihen inficirt sein.

4. Die Hyphen werden vom Zellkern nicht angezogen. Dass sich parasitäre Pilze mit ihren Haustorien oft an den Zellkern legen und sich in seiner Nähe eigenthümlich verzweigen, gestattet keinen Rückschluss auf die Bedeutung des Kernes als Nahrungscentrum der Zelle.

5. Der Pilz differenzirt sich in den Wurzelzellen in zwei, während ihres ganzen Entwickelungsganges völlig verschiedenen, ganz bestimmten Formen, die keinerlei Uebergänge unter einander aufweisen.

6. In der Pilzwirthzelle degenerirt der Pilz nie. Dickwandigere Hyphen laufen, Ringe bildend, in verschiedenen Modificationen an der Zellwand entlang und entsenden feinere, dünnwandige, die ganze Zelle durchsetzende Haustorienhyphen, die zum Nahrungsdurchlass wohl geeignet erscheinen. Die umrindeten Ringhyphen bleiben beim Absterben der Wurzel am Leben.

7. In der Verdauungszelle degenerirt der Pilz immer. Dünnwandige, protoplasmareiche Hyphen durchwachsen in dichtem Knäuel die Zelle. Sehr bald sterben sie so, oder nachdem sie Eiweiss gespeichert haben (Eiweisshyphen) ab, ihr Inhalt wird von der Zelle aufgenommen und die Reste werden zusammengepresst, gleichzeitig oder nur an einer, meist in der Mitte der Zelle liegenden Stelle beginnend: simultane und locale Klumpenbildung. Dann werden sie zusammen mit einem Theil des pflanzlichen Plasmas als Klumpen ausgeschieden. Er ist ein absolut todtes, unveränderliches, aus pflanzlichen und pilzlichen Stoffen bestehendes Ausscheideprodukt.

8. Von den pilzbewohnten Schichten nehmen die Verdauungszellen die äussere und innere, die Pilzwirthzellen die mittlere ein. Die Vertheilung der Differenzirungen im Rhizom ist regellos.

9. Die Pilze anderer Orchideen zeigen die Anfänge zu gleichen Differenzirungen. Die Eintheilung der Orchideen-Mycorrhizen hat nicht nach den Klumpen, sondern nach dem Grad der Differenzirung überhaupt zu erfolgen.

10. Ein dritter Commensurale, ein parasitärer Pilz lebt hauptsächlich von dem für die beiden anderen Symbionten unverwerthbaren Klumpen.

11. In den nicht inficirten Wurzeln unterscheiden sich von den übrigen Rindenzellen die typisch pilzbewohnten Zellen, die der Pilz noch vergrössert. Ebenso beeinflusst er auf Entfernung die später zu inficirenden, sodass sie sich vergrössern, und bringt ebenso sonstige Veränderungen im Gesammtbau hervor.

12. Das Plasma umkleidet continuirlich den Pilz in der Zelle und vermehrt sich stark. Während des Absterbens des Pilzes in den Verdauungszellen findet unter eingreifenden Auflösungsprocessen reichliche Vacuolenbildung statt. Die an der pilzrestefreien Wandschicht ansetzenden Vacuolen vereinigen sich zu einem grossen Saftraum und scheiden dadurch den Klumpen aus, der entweder im Saftraum suspendirt bleibt, oder durch Bildung einer neuen, ihm anliegenden Plasmaschicht völlig aus dem Protoplasten herausbefördert wird.

13. Der Regel nach stirbt das Plasma vor dem Absterben der Gesammtwurzel in keiner pilzbewohnten Zelle ab.

14. Das im Klumpen ausgeschiedene Plasma wird in eine celluloseartige Substanz umgewandelt. Die Fähigkeit, im Innern der Zelle Membranstoffe zu bilden, scheinen alle höheren Pflanzen zu haben.

15. Beim Einwandern des Pilzes entsteht feinkörnige Stärke, die bald verschwindet, aber nach seinem Absterben in modificirter Form wieder auftritt.

16. Die Kernveränderung besteht successive: in einer Chromatinansammlung, wohl als nicht zu Stande gekommene Mitose zu deuten, nicht zur Amitose führenden, ziemlich regelmässigen Einschnürungen und gleichzeitiger starker Chromatophilie.

17. Die weiteren Veränderungen in den Verdauungszellen in Hyperchromatie und Verzweigungen in Amöbenform. Nach dem

Verdauungsprocess kehren die Kerne in ihre Kugelform fast stets zurück.

18. Die weiteren Veränderungen in den Pilzwirthzellen in Abrundung, Auftreten unregelmässiger Chromatinballen und allmähliche Atrophirung.

19. Der Kern liegt immer an der Stelle des sich in celluloseartiger Masse umwandelnden Plasmas. Er verliert an der Seite der Klumpenbildung seine scharfe Abgrenzung und sendet feine Fortsätze aus, während die entgegengesetzte Seite meist scharf umgrenzt ist. Bei der localen Klumpenbildung bewegt er sich nach Bildung des mittleren Theiles des Klumpens amöbenartig nach Aussen, und wird dann ebenso die zweite Hälfte des Klumpens gebildet.

20. Die Kerne von *Listera ovata* und *Orchis maculata* weisen analoge Veränderungen auf. Im hypertrophirten Zustand der Kerne machen sich die individuellen Eigenschaften der Species sehr bemerkbar.

21. Die Fragmentation bei *Listera* und *Orchis* und in anderen Mycorrhizen sind keine Absterbeerscheinungen, sondern angepasste physiologische Leistungen activirter Kerne.

22. Soweit aus rein anatomischen Thatsachen ersichtlich, besteht die physiologische Bedeutung der Verdauungszellen in einem ausschliesslichen Nutzen für die höhere Pflanze, die dort den substanzenreichen Pilz tödtet, verdaut und excrementirt, die Bedeutung der Pilzwirthzelle in einem ausschliesslichen Nutzen für den Pilz, der dort rein parasitär wächst, den Protoplast schädigt, schliesslich Organe bildet, die geeignet erscheinen, ausserhalb der Pflanze zu überwintern.

23. Voraussichtlich gleiche physiologische Bedeutung haben die ohne solche feste Regelung auftretenden Differenzirungen in Pilzwirth- und Verdauungszellen bei den anderen Orchideen-Mycorrhizen, ebenso wie sie bei fast allen anderen endotrophen Mycorrhizen in der „Schichtenbildung“ zum Ausdruck kommen.

Litteratur-Verzeichniss

über *Mycorrhiza*-Bildungen (excl. Wurzelknöllchen der Erle, Elaeagnaceen und Leguminosen, ebenso der Symbiose der Algen). Mit * sind bezeichnet die selbst eingesehenen Schriften, die Zahlen geben das Jahr des Erscheinens 18.. an.

93 Atkinson. Symbioses of the Roots of the *Ophioglossaceae*. Bull. of th. Torrey Bot. Club. XX, 356.

76 Boudier. Du parasitisme probable de quelques espèces du genre *Elaphomyces* et de la recherche de ces Tubéracées. Bull. de l. soc. bot. de France XXIII, 115.

*99 Bernatzky. Beiträge zur Kenntniss der endotropischen Mycorrhizen. Budapest, Temesc. Füz. Ungarisch und deutsch. XXII, Part. 3, 4.

*85 Bruchmann. Die Prothallien von *Lycopodium*. Bot. Centr. XXI, 311.

*94 Bruns. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Polysaccum*. Flora LXXVIII, 67.

*96 Cavara. Ipertrophie ed anomalie nucleari in seguito a parasitismo vegetali Rivista d. Patol. veget. Firenze V, 5—8.

97 —, Franz. Rev. Mycol. XIX, 94.

*98 Chodat u. Lendner. Sur les mycorrhizes du *Listera cordata*. Rev. Mycol. XX, 10.

*91 Dangeard. Notes sur les mycorrhizes endotrophiques (Tmesipteris). Le Botan. II.

*97 Dangeard et Armand. Observation de biologie cellulaire. Le Botaniste V.

*98 — —. Gekürzter Abdruck. Mycorrhizes d' *Ophrys arachnifera*. Rev. Mycol. XX, 13.

97 Delacroix. Die Krankheit der Edelkastanien. Bull de l. soc. mycol. de France 247.

*73 Drude. Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* u. *Neottia Nidus avis* unter vergleichender Heranziehung anderer Orchideen. Göttingen, Preisschrift.

88 De Fery. La truffe.

*96 Figdor. Ein Beitrag zur Kenntniss tropischer Saprophyten. Ann. d. J. d. Buitenzorg. XIV, 213.

*85 Frank. Ueber die auf Wurzelsymbiosen beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. deutsch. Bot. Gesell. III, 128, XXVII.

*87 —. a. Ueber neue *Mycorrhiza*-Formen, ebenda V, 395.

*87 —. b. Tagbl. d. 60. Naturforsch. Vers. Wiesbaden.

*88 —. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. VI, 248.

*91 —. Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit Endotrophen-Mycorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen, ebenda IX, 244.

*92 —. Lehrbuch der Botanik. I. 260, 548.

*96 —. Krankheiten der Pflanze. 2. Aufl. I.

*83 Gibelli. Nuovi studi sulla malattia del Castagno detta dell' inciostro. Acad. Bologne IV, 4.

*87 Göbel. Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. Bot. Zeit. ILV, 160.

*95 Grevillius. Ueber *Mycorrhiza* bei der Gattung *Botrychium* nebst etc. Flora LXXX, 445.

*94 Groom. Contributions to the knowledge of monocotyledons saprophytes. Journ. Linn. Soc. XXI, 149.

*95a Groom. A new saprophytic Monocotyledon. Ann. of Bot. IX, 33.
*95b —. On *Thismia Aseroe* and its *mycorrhiza*. Ebenda, IX, 34.
86 Hartig. Ueber symbiotische Erscheinungen im Pflanzenleben. Bot. Centr. XXV, 350.
*92 Höveler. Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXIV, 302 (Berl. Diss.).
*96 Janse. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. de jard. d. Buitenzorg. XIV, 53.
*98 Jeffrey. The gametophyte of *Botrychium virginianum*. Univ. of Toront. stud.
*85 Johow. Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Biologisch-morphologisch dargestellt. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI, 445.
*89 —. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Ebenda, XX, 475.
*53 Irmisch. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen.
81 Kamiensky. Die vegetativen Organe von *Monotropa hypopitys*. Extr. d. mem. d. soc. nat. et math. Cherbourg XXIV, 12. Deutsch: Bot. Zeit. XXXIX, 457.
86 —. Arbeit d. Petersburg. Naturf.-Gesellsch.
89 Kühn. Marattiaceen. Flora 121.
85 Kummer. Die Räthsel der *Mycorrhiza*. Forstl. Blätt.
87 Lecomte. Bull. d. l. soc. bot. de France.
*95 Ludwig. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. S. 34.
89 Lundström. Einige Beobachtungen über *Calypso borealis*. Bot. Centr. XXXVIII, 697.
98 Mac Dougal. The mycorrhiza of *Aplectrum*. Torr. bot. club. XXV, 110.
*99a —. Symbiotic saprophytisme. Ann. of Bot. XIII.
*99b —. Symbiose and saprophytisme. Bot. Gaz. 220.
*85 Magnus, P. Ueber *Mycorrhiza* an *Vaccinium Myrtillus* nach F. Ludwig. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brand.
*98 Mangin. Sur la structure des mycorrhizes. Comp. rend. CXXVI, 13.
87 Mattirolo. Sul parassitismo dei Tartufi et sulla questione delle *Mycorrhizae*. Messina.
*84 Mollberg. Untersuchung über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jen. Zeitsch. f. Naturw. XVII, 519.
*97 Molliard. Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gen. d. bot. IX, 32.
86 Müller, P. E., Die *Mycorrhiza* der Buche. Bot. Centr. XXVI, 22.
*99 Nemec. Die *Mycorrhiza* einiger Lebermoose. Ber. d. deut. bot. Ges. XVII, 311.
*89 Noack. Ueber *Mycorrhiza*-bildende Pilze. Bot. Zeit. IIIL, 389.
*99 Nobbe u. Hiltner. Die endotrophe *Mycorrhiza* von *Podocarpus* und ihre physiologische Bedeutung. Landw. Versuchsst. LI, 2, 3.
90 Olivier. On *Sacerdotes sanguinea*. Ann. of Bot. IV, 304.
*85 Penzig. Die Krankheiten der Edelkastanie und B. Franks *Mycorrhiza*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. III, 301.
*77 Pfeffer. Ueber fleischfressende Pflanzen und über Ernährung durch Aufnahme organischer Substanzen überhaupt. Landwirt. Jahrb. VI, 969.
*97 —. Pflanzenphysiologie. I. Leipz.
*56 Prillieux. De la structure anatomique et du mode de végétation de *Neottia Nidus avis* L. Ann. d. scienc. nat. IV.
85 Rees. Ueber *Elaphomyces* und sonstige Wurzelpilze. Ber. d. deut. bot. Ges. III, 293.

87 Rees u. Fisch. Untersuchung über Bau und Lebensgeschichte der Hirschtrüffel. *Elaphomyces*. Bibl. Botan.
*73 Reinke. Zur Kenntniss des Rhizoms von *Corallorrhiza* und *Epipogon*. Flora LVI, 145.
46 Reisseck. Die Endophyten der Pflanzenzelle. Wien.
*54a Schacht. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berl. 129.
*54b —. Monatsber. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin.
*49 Schleiden. Grundzüge der Botanik. (3. Aufl. 1854, 301.)
*89 Schlicht. Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und Bedeutung der Mycorrhizen. Landw. Jahrb. XVIII, 14. (Berl. Dissert.)
96 Sarauw. Rodsymbiose og Mycorrhize sörling das showtärne. Botnis. Fidd. XVIII.
99 Schrenk. On a scleroticid disease of beach roots. Miss. Bot. gard. X.
93 Thomas. The genus *Corallorrhiza*. Bot. Gaz. XVIII, 166.
*87 Treub. Etudes sur les Lycopodiacées. Ann. d. jard. bot. d. Buit. V, 110.
*95 Tubeuf. Pflanzenkrankheiten. Stuttgart.
*96 —. Ueber die Haarbildungen der Coniferen. Forst.-naturw. Zeitsch.
40 Unger. Beitrag zur Kenntniss der saprophytischen Pflanzen. Wien.
*96 Vaughan Jennings. Note on *Corallorrhiza innata* R. Br. and its associated Fungi. Liverpool.
*99 — — and Hanna. *Corallorrhiza innata* R. Br. and its Mycorrhiza. Sc. proc. of the roy. Dublin soc. IX, 1.
*90 Vuillemin. Les Mycorrhizes. Rev. gen. d. scie. pur. et app.
*86 Wahrlich. Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Bot. Zeit. XLIV, 481.
*85 Woronin. Ueber die Pilzwurzel von B. Frank. Ber. d. deut. bot. Ges. III, 205.

Figuren-Erklärung.

Z. I. Zeiss: Hom. Immers. Apochrom. N. Apert. 1,30, Aeq. Brenn. 3,0. — C. O. Zeiss: Compens. Ocular. — Z. D. Zeiss: Trock. Syst. D. — L. I. Leitz: Homm. Imm. $^1/_{16}$. N. Ap. 1,30, Aeq. Br. 4,3. — L. 7. Leitz: Trock. Syst. 7. — L. O. und Z. O. Leitz und Zeiss: Huygens'sche Ocul. Die Figuren wurden in der Höhe des Objecttisches mit dem Abbé'schen Zeichenprisma entworfen; die Vergrösserungszahlen sind die theoretischen.

Tafel IV.

1. *Neottia*. Pilzwirthzelle. Längsschnitt. Z. I. C. O. 4 (333).
2. „ „ Querschnitt. Z. I. C. O. 4 (333).
3. „ Verdauungszelle, jung. Z. I. C. O. 4 (333).
4. „ „ mit Eiweisshyphen. Z. I. C. O. 4 (333).
5. „ „ Beginn der Klumpenbildung. Z. I. C. O. 4 (333).
6. „ „ Klumpen fast fertig. Z. D. Z. O. 4 (420).
7. *Cephalanthera*. Klumpen mit wanddurchsetzenden Verbindungen. Z. D. Z. O. 2 (240).
8. *Neottia*. Verdauungszelle, fast fertiger, sehr kleiner Klumpen. Z. I. C. O. 4 (333).
9. *Neottia*. Verdauungszelle, locale Klumpenbildung. Z. I. C. O. 4 (333).

Tafel V.

10. *Neottia*. Pilzwirthzelle. Ringhyphe, rings aussprossend. Z. I. C. O. 12 (1000).
11. „ „ „ seitlich „ Z. I. C. O. 12 (1000).
12. „ „ Rindenhyphe in Entstehung. Z. I. C. O. 12 (1000).
13, 14, 15. *Neottia*. Pilzwirthzelle Rindenhyphe, Querschnitte. Z. I. C. O. 12 (1000).
16. *Neottia*. Pilzwirthzelle. Rindenhyphe, fertig. Z. I. C. O. 12 (1000).
17. „ „ „ Querschnitt nach d. Leben. L. 1. L. O. I (570).
18. a, b, *Neottia*. Verdauungszelle. Eiweisshyphen. Z. I. C. O. 12 (1000).
19. *Neottia*. Verdauungszelle. Degenerirte Hyphen in den Vacuolenwänden. L. I. L. O. 3 (980).
20. *Orchis*. Verdauungszelle. Zerknitterte Hyphen im Klumpen. L. I. L. O. 3 (980).
21. *Neottia*. Wurzelquerschnitt. V = Verdauungszelle, P = Pilzwirthzelle. Z. A. Z. O. 2 (50).
22. *Orchis*. Pilzwirthzelle. L. I. L. O. 0 (540).
23. *Neottia*. Anderer parasitärer Pilz. Z. D. Z. O. 2 (240).

Tafel VI.

1., 2., *Neottia*. Ruhender Kern des Wurzelspitzenmeristem. Z. I. C. O. 12 (1000).
3. *Neottia*. Pilzmeristem. Beginn der Ansammlung. L. I L. O. 3 (980).
4. „ „ „ in dunklem Plasma. L. I. L. O. 3 (980).
5. „ „ Höhepunkt der Ansammlung. Z. I. C. O. 12 (1000).
6. „ „ „ nach dem Leben. Z. F. Z. O. 4 (1000).
7. „ „ „ Theilstück. Z. I. C. O. 18 (1500).
8. a, b, c, d, *Neottia*. Pilzmeristem. Regressiv. Lemniscaten und Bretzelformen. Z. D. Z. O. 4 (480).
9. *Neottia*. Verdauungszelle, jung. Beginn der Kern-Verzweigungen. Z. D. Z. O. 4 (420).
10. „ „ Amöboide Kernformen. Z. D. Z. O. 4 (420).
11. „ „ Feinverzweigte Kernformen. L. I. L. O. 3 (980).
12. „ „ Hyperchromatisch. Z. I. Z. O. 12 (1000).
13. „ „ während der Verdauung. Z. D. Z. O. 4 (420).
14. „ „ „ „ „ L. 7. L. O. 3 (525).
15., 16., 17., 18., 19., 20. *Neottia*. Verdauungszelle. Beziehungen zwischen Kern und Membranstoffbildung. Z. D. Z. O. 2 (240).
21. *Neottia*. Verdauungszelle. Kern umgiebt ringförmig den Klumpen. Z. D. Z. O. 4 (420).
22. *Neottia*. Pilzwirthzelle. Chromatinausscheidungen. Z. I. C. O. 12 (1000).
23., 24. *Neottia*. Pilzwirthzelle. K. von Hyphen eingeschnürt. Z. I. C. O. 8 (667).
25., 26. „ Verdauungszelle, zugleich vom anderen Parasiten befallen. Chromatolytische Erscheinungen. L. I. L. O. 1 (710).
27. *Neottia*. Alte innere Rindenzelle einer nicht inficirten Wurzel. Z. I. C. O. 12 (1000).
28. *Orchis maculata*. Wurzelspitzenmeristem, ruhender Kern. L. I. L. O. 4 (1220).
29. „ „ „ Vorbereitung zur Theilung. L. I. L. O. 4 (1220).
30. *Orchis maculata*. Wurzelspitzenmeristem, Prophase. L I. L. O 4 (1220).
31. „ „ inficirte Wurzel-Chromatinansammlung. L. I. L. O. 4 (1330).
32. „ „ „ unterhalb der Verdauungszellen. Z. D. Z. D. 4 (420).

33. *Orchis maculata.* Verdauungszelle: locale Klumpenbildung. L. I. L. O 0 (540).
34. „ „ „ Hyperchromatisch. L. I. L. O. 3 (980).
35. „ „ „ Amöboid. Z. D. Z. O. 4 (420).
36. „ „ Leitparenchym. Gelappte Kerne. L. I. L. O. 3 (980).
37. „ „ 1. Meristem (Knolle); 2. grösster Kern, Knolle; 3. grösster Kern, nicht inficirte Wurzel; 4. inficirte Wurzel, kurz nach dem Meristem; 5. „Pilzwirthzelle“, ziemlich gross; 6. „Verdauungszelle“.
38. *Listera ovata.* 1. Meristem; 2. nicht inficirte Wurzel: supepidernale Schicht; 3. innere Rindenschicht; 4. inficirte Wurzel: „Pilzwirthzelle“; 5. Verdauungszelle (nicht anormal grosser Fall).
39. *Listera ovata.* Verdauungszelle. Z. D. Z. O. 4 (420).
40. „ „ „ Hyperchromatisch. L. I. L. O. 3 (980).
41. „ „ „ Doppelnucleolen. Z. D. Z. O. 4 (420).
42. „ „ „ Osmium reducirende Einschlüsse. Z. D. Z. O. 4 (420).
43. *Aecidium leucospermum* auf *Anemone nemorosa.* Z. I. C. O. 12 (1000).
44. *Roestelia cancellata* auf *Sorbus aucuparia.* Z. I. C. O. 8 (667).
45. *Puccinia Xanthii* auf Xanthium. Z. D. Z. O. 4 (420).
46. „ „ „ „ Krampfadrige Anschwellung am Kern. Z. D, Z. O. 4 (420).
47. *Neottia.* Epidermiszelle der Wurzel mit Celluloseзäpfchen: a) in der Entstehung. b) fertig. Z. D. Z. O. 4 (420).

Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers.

Von

Charlotte Ternetz.

Mit Tafel VII.

Das Ausgangsmaterial für die nachfolgenden Untersuchungen stammt aus Myxomycetenkulturen, in welchen *Ascophanus carneus* gelegentlich als Verunreinigung auftrat. Die Myxomycetensporen waren aus England bezogen worden, und da *Ascophanus carneus* sich sonst im Freien nicht finden liess, so ist für die Ascosporen wohl dieselbe Provenienz anzunehmen.

In den Myxomycetenkulturen hatten sich die Apothecien auf sterilisirten Pflanzenstengeln gebildet, und wurden daher zunächst auch auf solchen weitergezüchtet. Bald aber stellte sich heraus, dass Pferdemist ein weit geeigneteres Substrat, und der Pilz demnach wohl unzweifelhaft als echter Coprophyt anzusprechen ist. Immerhin kann über Provenienz und natürliches Vorkommen keine sichere Auskunft gegeben werden.

In Rabenhorst's Kryptogamenflora (46) hat Rehm die beiden von Boudier (7) als *Ascophanus carneus* Boud. und *Ascophanus saccharinus* Boud. beschriebenen Pseudoascoboleen unter der Bezeichnung *Ascophanus carneus* Pers. in eine Species zusammengezogen. Schon Boudier (l. c.) war versucht gewesen, dies zu thun, hatte aber davon abgesehen, einmal, weil Grössendifferenzen vorlagen, und ferner, weil bei *A. saccharinus* Boud. die Fruchtkörper zusammenfliessen (Receptacula . . . aggregata dein confluentia), was für *A. carneus* Boud. (und Pers.) nicht zutrifft. *A. sacchar*. Boud. würde also eher dem *A. carneus* Pers. *var. difformis* Karst. entsprechen.

Die von Boudier für *A. saccharinus* Boud. gegebene Diagnose passt auf den vorliegenden Ascomyceten bis auf's Kleinste. Wenn

trotzdem der Name „*Ascophanus carneus* Pers.“ ohne Zusatz beibehalten wird, so geschieht dies deshalb, weil je nach den Kulturbedingungen die Fruchtkörper einzeln, zerstreut, oder aber gehäuft und zusammenfliessend auftreten — in Folge dessen auch je nach den Umständen grösser oder kleiner sind — und somit in diesem Verhalten eine Differentialdiagnose nicht gegeben ist.

Ascophanus carneus zeigt eine eigenthümliche Protoplasmabewegung, wie sie mir aus der Literatur nur von *Lasiobolus pulcherrimus (Ascobolus pulcherrimus* Cronau) (14, 60) bekannt ist.

In seiner Beschreibung der Apothecienentwickelung von *Ascobolus pulcherrimus* erwähnt Woronin (60) mit wenigen Worten einer Protoplasmabewegung, bei welcher der Inhalt einer Zelle in die andere übertritt. In einer Zeichnung (l. c., Fig. 10 Taf. II) giebt er auch durch Pfeile die Stromrichtung an.

Eine ganz gleiche Plasmabewegung habe ich nun auch bei *Ascophanus carneus* gefunden, sodass ich anfänglich im Zweifel war, ob nicht der gleiche Pilz vorliege, namentlich, da Woronin auch die merkwürdigen Körnchen erwähnt und abbildet, welche bei *Ascophanus carneus* regelmässig an den Querwänden auftreten.

Ausser geringfügigen diagnostischen Differenzen verdienen aber zwei Unterschiede besondere Erwähnung: einerseits fehlen im vorliegenden Fall die für *Lasiobolus* charakteristischen Haarbildungen, andererseits gelang es Woronin nicht, die Ascosporen zum Auskeimen zu bringen, was bei *Ascophanus carneus* nicht die geringsten Schwierigkeiten bereitet.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Prof. Klebs, kurz vor seiner Abreise nach Halle, aufgenommen, und unter der Leitung von Herrn Dr. W. Benecke und Herrn Prof. Schimper weitergeführt und zum Abschluss gebracht. Herrn Prof. Klebs, dem ich ausser der ersten, grundlegenden Anleitung auch das Untersuchungsobject schulde, Herrn Dr. W. Benecke und Herrn Prof. Schimper spreche ich für die Unterstützung, welche sie mir bei meinen Untersuchungen zu Theil werden liessen, an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

I. Das Mycel.

Wachsthumsverhältnisse des Mycels.

Ascophanus carneus verlangt stickstoffreiche Substrate, und zwar sind für ein gutes Gedeihen organische Stickstoffquellen erforderlich. In Nährlösungen, welchen nur Ammonsalze oder Nitrate beigegeben wurden, entwickelte sich im Verlauf von zwei Monaten ein Mycel nicht weiter, als z. B. in Mistdecoct in 6 Stunden. Bei diesen bloss beiläufigen Versuchen war nicht einmal besondere Vorsicht verwendet worden, allfällige organische Verunreinigungen auszuschliessen. Bei strenger Rücksichtnahme auf diesen Punkt würde wahrscheinlich *Ascophanus carneus* in Nährlösungen mit nur anorganischen Stickstoffquellen gar nicht gedeihen.

Für Flüssigkeitskulturen in Erlenmeyerkolben erwies sich als am günstigsten Decoct von Pferdemist mit oder ohne Zusatz von Asparagin. Für Dosen- und Deckglaskulturen wurde vorwiegend ein Gemisch von Agar und verschiedenen Nährlösungen verwendet.

Bakterienfreie Kulturen zu erhalten dauert immer geraume Zeit, da der Pilz fast gar keine Säure erträgt. Ein kräftiges Mycel wächst in guter Nährlösung, welcher 0,1 % Citronensäure zugesetzt wird, immer erst nach einigen Tagen weiter, wobei sich dann herausstellt, dass die Säure vollständig neutralisirt worden ist. Ueberträgt man jedoch das Mycel täglich in frische Nährlösung, welche die angegebene Menge Citronensäure enthält, so wird das Wachsthum eingestellt. Von Gewöhnung an saure Medien kann demnach keine Rede sein. 0,2 % acid. citric. oder 0,1 % acid. malic. oder tartaric. gestatten keine Entwickelung mehr.

Gegen alkalische Nährlösungen zeigt sich *Ascophanus carneus* viel resistenter: Bei guter Ernährung erträgt das Mycel bis zu 1,5 % Soda. Aber auch in alkalischen Medien konnte kein Gewöhnen an höhere Concentrationen festgestellt werden.

Ascophanus carneus bildet auf allen möglichen Substraten, festen wie flüssigen, Glykogen[1]). Für die Kulturen, welche darauf-

1) Ich habe das Glykogen von *Ascophanus carneus* nicht makrochemisch dargestellt, sondern mich mit der bekannten Errera'schen Reaction (17, 19, 61, 22) begnügt: Auf Zusatz von Jod in Jodkalium entstand eine weinrothe, bei grossem Glykogenreichthum schwarzbraune Färbung, die beim Erwärmen verschwand und nach dem Erkalten wieder auftrat.

[illegible]

[illegible] in den ver- [illegible]

[illegible] Kalium- [illegible] dieser [illegible] am [illegible] schwachen [illegible] Wirkung, wie [illegible] schwache [illegible] oder wenn [illegible]

[illegible]

[illegible] Einfluss [illegible] zuvor die [illegible] Reaktion [illegible]

[illegible] Reserve- [illegible] ausgesprochen [illegible]

Hungern die äusserst geringen Mengen von Glykogen nicht verbraucht worden — ein Umstand, der eher gegen als für Errera's Ansicht zu sprechen scheint (13, 35, 37).

Das Mycel bildet in festen wie in flüssigen Substraten, und ebenso an der Luft, Gemmen, welche mit der Zeit dieselbe Rosafarbe annehmen, wie die Fruchtkörper sie zeigen (63) Fig. 7 Taf. VII An Luftmycelien entstehen sie, wenn die Luft im Kulturglas trocken ist, so dass kein Längenwachsthum mehr stattfindet. Wird ein kräftiges Mycel in ungünstige Ernährungsverhältnisse gebracht, so wandeln sich, wie schon erwähnt, einige wenige Zellen auf Kosten des ganzen übrigen Mycels in Gemmen um.

In guten, aber schwach sauren Nährlösungen, wie z. B. in Asparagin oder in stark verdünnten Fruchtsäften, besitzen die Zellen fast ausschliesslich Gemmenform: die Hyphen haben dann ein perlschnurartiges Aussehen, bilden sehr zahlreiche Fusionen, und ballen sich zu dichten Knäueln zusammen, welche bei oberflächlicher Betrachtung Fruchtkörpern ähnlich sehen. Erst wenn die Säure neutralisirt ist, wächst das Mycel normal weiter.

Auch Kohlehydrate befördern die Gemmenbildung, indem sie, wie die Säuren, das Längenwachsthum der Hyphen beeinträchtigen.

Gemmenbildung scheint demnach vornehmlich in Folge einer Wachsthumshemmung einzutreten. Sie wird aber, wie wir später sehen werden, auch veranlasst, wenn der Lichtzutritt stark beschränkt oder ganz aufgehoben wird, wobei jedoch das Längenwachsthum des Mycels durchaus keine Beeinträchtigung erfährt.

Die Gemmen zeigen sich sehr widerstandsfähig gegen Aushungern und Austrocknen. Ein Mycel, siebenzig Tage in destillirtem Wasser gehalten, wuchs beim Uebertragen in Nährlösung sofort weiter. Eine Brotkultur wurde neun Monate lang ausgetrocknet, so dass das dichte, rosagefärbte Mycel in eine staubartige Masse zerbröckelte. In Mistdecoct übertragen wuchsen die noch Plasma führenden Theile leicht wieder aus. Dabei ist hervorzuheben, dass die Zellen keineswegs nur die kugelige Gemmenform aufwiesen, sondern meist ihre ursprüngliche Gestalt beibehalten hatten. Nur die Zellwände waren stark verdickt, und die Hyphen zeigten häufig die später zu besprechenden Durchwachsungen.

Auch mehrwöchentliches Austrocknen im Schwefelsäureexsiccator wird unbeschadet ertragen. Nach dem Anfeuchten des Substrates wächst das Mycel sofort wieder aus, um in wenigen Tagen zur Fruchtkörperbildung zu schreiten.

Je nachdem das Substrat beschaffen ist, verhält sich auch das Mycel verschieden in Bezug auf Wachsthum und Gliederung: In Agar-Pepton ist es feinfädig, äusserst reich verzweigt, ohne deutliche Hauptachsen, in Agar-Mist oder Agar-Asparagin monopodial verästelt; bei Zusatz von Zucker verlaufen die Hyphen ganz regellos, ohne ein bestimmtes Verzweigungssystem erkennen zu lassen u. s. w., sodass zumeist schon aus dem Wachsthumsmodus auf die chemische Beschaffenheit des Substrates geschlossen werden kann.

Die wachsende Endzelle erfährt bloss im allerjüngsten Theil eine Längsstreckung. Schon wenige μ hinter der Spitze konnte durch Messung kein Längenwachsthum mehr constatirt werden[1]).

Der Inhalt der Zellen ist sehr feinkörnig, manchmal fast hyalin, führt aber stets grössere, stärker lichtbrechende Partikel von unregelmässiger Gestalt und kleine runde Bläschen oder Körnchen von viel höherem Lichtbrechungsvermögen, als das Protoplasma (60).

Zu einer bestimmten Zeit setzt sich der Zellinhalt in Bewegung, sodass eine lebhafte Strömung zu Stande kommt, von welcher in einem besonderen Abschnitt die Rede sein wird.

An jungen Myceltheilen sind die Zellen stark gestreckt, später erfahren sie eine oft reiche Septirung. Dabei kommen regelmässig „Doppelwände“ zur Ausbildung, d. h. Querwände, welche so nahe beisammen liegen, dass man nur mit ganz starken Vergrösserungen das Vorhandensein zweier getrennter Querwände nachweisen kann. Die Entfernung beträgt häufig nur einen Bruchtheil eines μ.

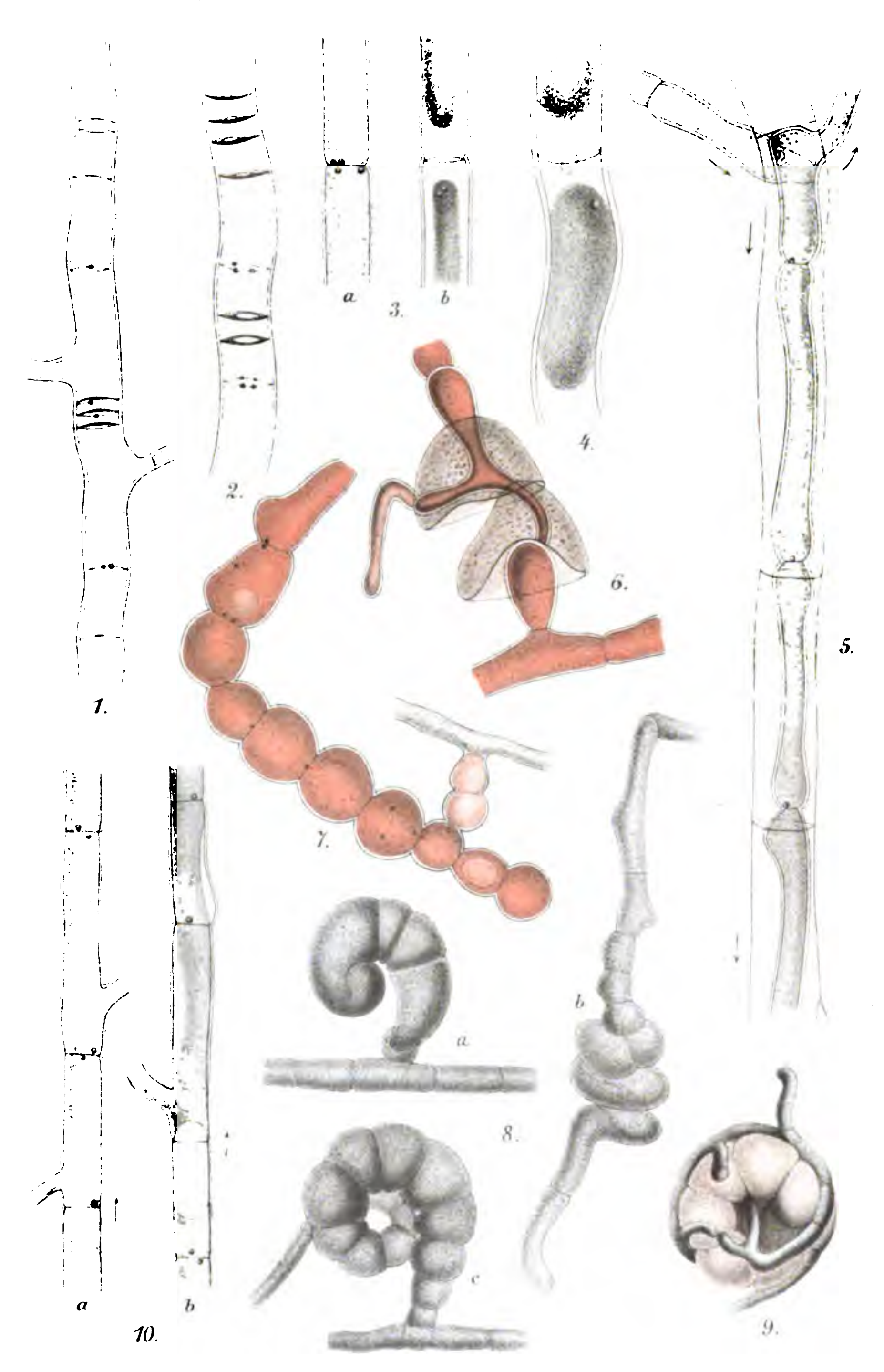
Die Querwände sind von eigenthümlichem Bau. Sie erscheinen manchmal durchbrochen und sind fast ausnahmslos mit den zuvor erwähnten, stark lichtbrechenden Körnchen besetzt.

Ueber die chemische Beschaffenheit, wie auch über die Bedeutung dieser Körnchen oder Bläschen bin ich vollständig im Unklaren. Gerbstoffe enthalten sie nicht, da weder eine Speicherung von Methylenblau stattfindet (44, 45), noch irgend eine der zahlreichen mikrochemischen Gerbstoffreactionen Resultate giebt. Auch Jod tingirt nicht. Beim Fixiren der Hyphen wird der Plasmakörper stets so stark verändert, dass man nur äusserst selten die Bläschen wiederfindet. An gefärbten Präparaten sind sie jedoch in der Regel leichter zu erkennen, da sie Kernfarbstoffe speichern[2]).

---

1) Es wurde mit dem Ocularmikrometer auf die Basis zweier dicht hinter der Spitze entstehender Auszweigungen eingestellt, und der Abstand zwischen den Seitenästen an der Hauptachse gemessen: Er war auch nach Stunden unverändert geblieben.

2) Sie zeigen also in dieser Hinsicht Uebereinstimmung mit den von Dittrich (15) erwähnten „knopfartigen Membranverdickungen“ der Helvellineen.



Ch. Ternetz gez. Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

In der Scheitelzelle treten die Bläschen regellos zerstreut auf. Sie besitzen allem Anschein nach eine Eigenbewegung, fahren hin und her, in der Längs- und Querrichtung der Hyphen, halten sich dann wieder lange Zeit in steter zitternder Bewegung an einem Punkte auf, um sich schliesslich an einer Längs- oder Querwand festzusetzen. Auch wenn einmal die Protoplasmaströmung aufgetreten ist, bewegen sich die Bläschen — falls sie noch nicht zur Ruhe gekommen sind — durchaus unabhängig, wie zuvor, also bald in gleicher, bald in entgegengesetzter Richtung mit dem Strom.

Die Querwände bilden sich — die nachträglich auftretenden Septen ausgenommen — in acropetaler Reihenfolge. Sie entstehen allem Anschein nach simultan, als feine, gleichmässige Linien, sodass sie anfänglich nicht leicht sichtbar sind. Ich glaube, dass von einer Querwand zunächst überhaupt nicht gesprochen werden kann, dass vielmehr eine blosse Ringleiste gebildet wird, welche eine centrale Oeffnung umgiebt. Denn die vorhin erwähnten Bläschen treten häufig, ungeachtet der neu entstandenen „Querwand", von einer Zelle in die andere über und wieder zurück.

In Fig. 1 und 2 Taf. VII sind einige Querwände, wie sie sich bei starker Vergrösserung darstellen, abgebildet. In der Mitte scheint thatsächlich eine Oeffnung vorhanden zu sein, und diese Annahme wird auch gerechtfertigt durch das Auftreten der später zu besprechenden Plasmaströmung. Mit zunehmendem Alter wird die Querwand deutlicher und die Bläschen setzen sich an ihr fest. Sie sind in wechselnder Zahl vorhanden: eins bis sieben, am häufigsten zwei bis vier. Dass sie zum Plasma gehören und nicht etwa Membranverdickungen sind, kann man in jedem Fall leicht feststellen, wenn man plasmolysirt: der sich zusammenziehende Zellinhalt führt an seiner Spitze die Bläschen mit sich zurück (Fig. 3a und b Taf. VII). Dabei bleibt zuweilen in der Querwand ein Körper stecken, welcher gleiches Lichtbrechungsvermögen besitzt, wie das Protoplasma (49), und wahrscheinlich auch aus solchem besteht (Fig. 4 Taf. VII).

Wenn die Zellen gemmenartig werden, so treten die Körnchen von den Wänden in das Zelllumen zurück. In entleerten Fadentheilen findet man sie regelmässig an den Längswänden, häufig von einem kleinen Hof abgestorbener Plasmaüberreste umgeben.

An Deckglaskulturen auf Agar-Mistdecoct können alle Stadien der Mycelentwickelung leicht beobachtet werden. Die Hyphen wachsen in der Regel sehr rasch. Die ältesten Theile füllen sich bald mit Vacuolen, desgleichen die Mehrzahl der eben erst an-

gelegten Nebenzweiglein. Später schwindet auch der feine, protoplasmatische Wandbeleg, wie man beim Plasmolysiren leicht feststellen kann. Die Spitzen wachsen kräftig weiter, und nach ein paar Tagen hat das Protoplasma die alten Membranen vollständig verlassen: bei richtigem Abblenden wird dann im Substrat ein Gewirr von entleerten Fäden sichtbar, während nur noch relativ wenige, aber sehr kräftige Hyphen Inhalt führen. Auf diese Weise vermag das Mycel alle Theile des Substrates trefflich auszunutzen. Dass dabei die Plasmaströmung keine geringe Rolle spielt, werden wir später sehen.

Bei fünf bis sechs Tage alten Kulturen ist der Zusammenhang der Protoplasmamassen in den meisten Hyphen unterbrochen; die noch Inhalt führenden Theile sind durch entleerte Fadenstrecken von einander getrennt. Nun tritt aber regelmässig eine Durchwachsung alter Hyphen auf, wie sie von Zopf (62) bei *Chaetomium Kunzeanum*, von Borzi (6) für *Inzengaea*, von Lindner (38) bei *Epicoccum purpurascens*, *Alternaria* spec. und *Botrytis cinerea*, von Rothert (49) bei *Sclerotium hydrophilum*, von Brefeld (9) und Holtermann (25) für *Ascoidea*-Arten nachwiesen worden ist. Auch die von Weleminsky (58) angegebene endogene Sporenbildung bei *Dematium pullulans* hat sich nach den Untersuchungen von Klöcker und Schiönning (34) als eine derartige Erscheinung herausgestellt.

Bei *Ascophanus carneus* wächst das Plasma einer intercalaren Zelle unter Bildung einer neuen Membran in einen angrenzenden, meist vollständig entleerten Hyphentheil hinein (Fig. 5 Taf. VII). Dadurch werden entweder durch entleerte Fadenstücke getrennte Plasmapartien wieder mit einander verbunden, oder der junge Faden tritt ins Freie, um sich selbständig weiter zu entwickeln.

Bei durchwachsenen Gemmenreihen kommt es mitunter vor, dass sich die alten Membranen lösen und die freiwerdenden jungen Hyphen eine Zeit lang scheidenartig umgeben, wie dies in Fig. 6 Taf. VII zur Darstellung gebracht worden ist.

Die Protoplasmabewegung.

Legt man von *Ascophanus carneus* Deckglaskulturen an, so wird man nach einiger Zeit eine Plasmabewegung wahrnehmen, wie sie von Woronin (60) bei *Ascobolus pulcherrimus* Cr. (*Lasiobolus pulcherrimus*) beobachtet worden ist.

Diese Bewegung ist weder eine Rotation, noch eine Circulation (53, 4, 24). Die einzige zutreffende Bezeichnung ist „Strömung“; denn das Plasma fliesst ungehindert von einer Zelle zur andern, durch die oft sehr zahlreichen „Querwände“ hindurch, tritt von einem Fadensystem durch vermittelnde Anastomosen in ein anderes über, schlägt bald acropetale, bald basipetale Richtung ein, und kann in günstigen Fällen wohl durch zwanzig und mehr Fäden verfolgt werden.

Die Strömung bei *Ascophanus carneus* und — nach den kurzen Angaben Woronins zu schliessen — auch bei *Ascobolus pulcherrimus* ist am ehesten mit der Protoplasmabewegung gewisser *Mucoraceen*, z. B. mit derjenigen von *Phycomyces nitens* zu vergleichen. Aber abgesehen davon, dass bei *Phycomyces* das Mycel der Querwände entbehrt, also eine einzige, reich verzweigte Zelle darstellt, liegt auch darin ein Unterschied, dass — wenigstens anfangs — bei hoher und tiefer Einstellung in einem *Phycomyces*-faden an ein und derselben Stelle zwei entgegengesetzt läufige Bewegungen wahrnehmbar sind. Die eine kann allerdings dominiren, aber es wird dennoch eine Unterströmung stattfinden.

Es handelt sich in diesem Falle also um eine eigentliche Rotation.

Das trifft bei *Ascophanus carneus* niemals zu. Das Plasma einer Zelle strömt immer einheitlich in der einmal angenommenen Richtung. Eine ruhende Hautschicht ist auch mit den stärksten Vergrösserungen nicht nachweisbar (43, 24), doch nimmt die Geschwindigkeit der Bewegung im Allgemeinen von der Mitte nach der Peripherie hin ab. Namentlich findet man sehr oft vor und hinter den Querwänden, welche der Strom passirt, nur die centralen Plasmapartien in Bewegung, während die seitlichen in Ruhe sind.

Die Querwände der Zellen scheinen dem Strom nur geringen oder gar keinen Widerstand zu bieten. Sie müssen demnach von ganz besonderer Beschaffenheit sein: Siebplatten darstellen, oder eine grosse centrale Oeffnung besitzen. Es ist mir nicht möglich, hierüber bestimmte Angaben zu machen. So viel ist aber sicher, dass nicht alle Querwände gleich gebaut sein können, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht: Bei einer mässig starken Bewegung umfliesst das Protoplasma in den vacuoligen Hyphentheilen die abgegrenzten Zellsafträume, oder es windet sich zwischen denselben hindurch (43). Wenn aber die Strömung sehr heftig ist, reisst sie oft Vacuolen mit sich, welche anscheinend die ganze

Breite des Fadens einnehmen. Diese Vacuolen nun erleiden beim Durchtritt durch die Querwände manchmal eine so starke Einschnürung, dass sie in zwei oder mehrere kleinere zerfallen (Fig. 10a Taf. VII). Bei vielen Querwänden hingegen schlüpfen die grössten Vacuolen, ohne den geringsten Widerstand zu erfahren, und oftmals auch ohne irgend welche momentane Stockung zu verursachen, durch, indem sie ihre ganze Breite unverändert beibehalten (Fig. 10b Taf. VII).

Im ersten Fall nun darf ich wohl annehmen, dass eine centrale Durchbrechung der Querwand vorhanden ist, dass im zweiten Fall aber die Querwand durch eine einspringende Ringleiste vorgetäuscht wird. Das Vorhandensein einer Siebplatte mit sehr zahlreichen feinen Oeffnungen scheint mir nicht wohl denkbar, einmal, weil auch ziemlich ansehnliche, consistentere Partikel und die mehrfach erwähnten Körnchen oder Bläschen die Querwände passiren, und ferner, weil doch ein bedeutender Druck erforderlich ist, eine Flüssigkeitsvacuole durch so feine Capillaren zu pressen. Dabei müsste zum mindesten die Geschwindigkeit der Strömung momentan etwas herabgesetzt werden, was aber, wie gesagt, häufig genug nicht der Fall ist. Ueberdies kann auch — wie wir später noch sehen werden, der Druck in den Zellen kein hoher sein.

Da die Protoplasmaströmung mir natürlich zuerst da auffiel, wo sie mit besonderer Heftigkeit zu Tage trat, hielt ich sie anfänglich für eine pathologische Erscheinung. Erst als sie sich immer wieder einstellte, suchte ich nach den Ursachen ihres anscheinend regellosen Auftretens.

Die nun folgenden Beobachtungen wurden an Deckglaskulturen auf Lamellen von 24 × 46 mm angestellt. Das Impfmaterial stammte aus bakterienfreien Flüssigkeitskulturen in Erlenmeyerkolben, und wurde theils im hängenden Tropfen, vorwiegend aber auf festem Substrat (Nähragar, Nährgelatine) derart kultivirt, dass auch mit den schärfsten Linsen leicht beobachtet werden konnte.

Von vorneherein soll ausdrücklich betont werden, dass im Impfmaterial nach dem Uebertragen niemals eine Plasmabewegung irgendwelcher Art wahrnehmbar ist. Diese tritt erst in den jungen, auswachsenden, vollkommen intacten Hyphen auf, kann sich dann allerdings später auch auf das Impfmaterial fortsetzen.

Wird ein Faden, dessen Inhalt sich lebhaft bewegt, durchschnitten, so stockt die Strömung in beiden Theilen augenblicklich. Nicht nur die verletzte Zelle, sondern auch die an diese angrenzenden sterben ab.

An abgetrennten Mycelflöckchen (unter Deckglas) fand ich den Zellinhalt fast ausnahmslos in Ruhe; nur ein einziges Mal gelang

es mir, in einem solchen Präparat eine wenige Secunden dauernde Gleitbewegung zu beobachten. Während jedoch bei höheren Pflanzen die Strömung nicht selten bei der Herstellung des Präparates zwar stockt, aber nach kurzer Zeit neu einsetzt (24), wird bei *Ascophanus carneus* die in Folge der Verletzung sistirte Bewegung nicht wieder aufgenommen.

Ueberhaupt scheint mir die Protoplasmaströmung bei *Ascophanus carneus* durchaus verschieden zu sein von der Circulation und Rotation, wie wir sie bei höheren Pflanzen finden, und jedenfalls ist für diese eine Erklärung weit schwieriger zu erbringen, als für jene.

In Deckglaskulturen auf Nähragar findet man die Protoplasmabewegung sowohl in Hyphen, welche ganz im Substrat liegen, als auch in solchen, welche direct oder durch Seitenzweige mit der Luft in Berührung kommen.

Die Zeit ihres ersten Auftretens ist sehr verschieden: in rasch wachsenden Kulturen konnte sie oft schon bei wenig Stunden alten Fäden beobachtet werden, in anderen Fällen erst nach ein paar Tagen. Doch werden nie alle Fäden gleichzeitig von ihr erfasst.

Das gesammte Protoplasma einer Zelle fliesst einheitlich in derselben Richtung; „Unterströmungen", wie sie gelegentlich bei *Phycomyces* vorkommen, findet man niemals.

Während in den Zellen der höheren Pflanzen, welche normal Protoplasmabewegung zeigen, diese ausnahmslos erst mit der Bildung eines Saftraumes auftritt (24), kann sie bei *Ascophanus carneus* schon in ganz jungen, vacuolenfreien, keinerlei Anastomosen bildenden Hyphen beobachtet werden[1]). Aber erst, wenn diese eine gewisse Länge erreicht haben und in einigen Zellen Vacuolen entstehen, geräth das Plasma in deutliche Strömung, welche lebhafter wird, wenn sich mit den benachbarten Fäden Fusionen bilden, und die wachsende Spitze aus dem Substrat heraustritt.

Die Strömung ist keineswegs constant und durchaus nicht immer gleichmässig. Sie besteht zunächst nur in einem ruckweisen Fortrutschen des Plasmas in der Richtung der wachsenden Spitze. Diese Digressionsbewegungen (24, 4) folgen sich anfänglich in langen Zwischenräumen und erstrecken sich bloss über wenige Zellen des betreffenden Fadens, in dessen ältesten Theilen sie in der Regel zuerst auftreten. Nach und nach dauern die ruckweisen Bewegungen länger an, die Ruhepausen werden kürzer, und schliesslich setzt sich die ganze Masse in Fluss. Der Strom kann sich entweder gegen die wachsende Spitze hin allmählich verlieren — so namentlich bei jungen kräftig austreibenden Hyphen — oder aber durch Anastomosen einem anderen Fadensystem zugeführt werden. Je nach dem Lumen der Zelle ist auch die Strömung eine verschieden rasche. Eine mittlere Geschwindigkeit lässt sich aber bei der grossen Unregelmässigkeit der Bewegung nicht berechnen. Hingegen können Einzelangaben

1) Dabei war aber das Impfmycel vacuolig.

leicht gemacht werden, da das Plasma fast immer grössere, stark lichtbrechende Partikel (Glykogen?) mit sich reisst. Häufig habe ich eine Geschwindigkeit von 29 μ per Secunde gefunden. Theilt sich der Strom, so wird er in der Regel langsamer; erhält er aus Nebenzweigen und Anastomosen Zufluss, so beschleunigt er seinen Gang. Beim Passiren mehrerer Fadensysteme fliesst er gewöhnlich in die Kreuz und Quer, bald acropetal, bald basipetal.

Eine solche Strömung dauert Stunden, Minuten, oft auch nur Secunden. Dann tritt eine sehr verschieden lange Ruhepause ein, worauf die Bewegung in gleicher oder in entgegengesetzter Richtung wieder aufgenommen wird. Oft springt auch ein acropetaler Strom ohne intermittirende Ruhepause in einen basipetalen über, oder umgekehrt, wobei man nicht selten ein Wirbeln und Ueberschlagen der Plasmamassen wahrnehmen kann. Dieser Fall tritt aber wohl nur dann ein, wenn durch Anastomosen ein anders gerichteter, stärkerer Strom aus einem benachbarten Fadensystem zugeführt wird. Nicht selten beobachtet man auch, dass z. B. im basalen Theil einer Hyphe ein starker acropetaler Strom auftritt, welcher dann in jüngeren Fadenpartien mit einem durch Anastomosen zugeführten basipetalen zusammentrifft. Dabei drängt bald der untere Strom den oberen, bald dieser jenen zurück. Nach einigem Hin- und Herwogen gewinnt der eine unter ihnen die Oberhand, und die Strömung schlägt im ganzen Faden eine einheitliche Richtung ein, oder aber, was häufiger der Fall ist, die eine Strömung drängt die andere bis zu einer Auszweigung zurück, und beide fliessen vereint durch dieselbe ab.

Das sind nur wenige Beispiele für die grosse Mannigfaltigkeit, in welcher die Plasmabewegung auftritt. Ein Gesammtüberblick ist schlechterdings unmöglich, da die Strömung nur mit ziemlich starker Vergrösserung (Zeiss Oc. 3 Obj. *E*) wahrnehmbar ist, und wohl alle Fäden einer Kultur durch Anastomosen indirect miteinander in Beziehung treten, abgesehen davon, dass die Strömung, wie schon erwähnt, plötzlich die Richtung ändern kann. Hyphen, welche ihrem Aussehen nach durchaus in gleichem Zustand zu sein scheinen, verhalten sich oft total verschieden von einander: Die eine zeigt heftige Strömung, die andere keine Spur von Bewegung.

In Folge dieser Mannigfaltigkeit des Verhaltens suchte ich die Ursache der Protoplasmaströmung bald da, bald dort. Erst schrieb ich sie der Transpiration und dem Sauerstoffbedürfniss zu, da namentlich ältere Kulturen, deren Mycel aus dem Substrat heraus und an die Luft gewachsen war, lebhafte Plasmabewegung zeigten. Dann brachte ich die Strömung in Beziehung mit der

Anastomosenbildung und der Wachsthumsgeschwindigkeit des Mycels, weil sie umso deutlicher hervortrat, je kräftiger das Wachsthum war, und je zahlreichere Fusionen gebildet wurden.

Die angegebenen Factoren, namentlich Transpiration und Anastomosenbildung, beeinflussen nun unzweifelhaft die Intensität der Plasmaströmung, sind aber nicht als unmittelbare Veranlassung derselben zu betrachten.

Ich glaube, dass die Ursache der Plasmabewegung in den Turgorschwankungen zu suchen ist, und fasse die Strömung direct als einen Ausgleich des verschieden hohen Turgors in den einzelnen Zellen eines Fadens, resp. Fadensystems, auf. Unwiderleglich beweisen kann ich die Richtigkeit dieser Ansicht nicht; ich muss mich damit begnügen, sie durch einige Versuche wahrscheinlich zu machen. —

Bekanntlich wird die Rotation in den Zellen höherer Pflanzen durch schwache Plasmolyse nicht sistirt (24). Es lag mir nun daran, zu erfahren, ob bei *Ascophanus carneus* die Plasmabewegung sich in dieser Hinsicht gleich verhalte. Es war ja denkbar, dass sich der Zellinhalt nur von den Längswänden ablösen würde, der Contact zwischen den Protoplasten der einzelnen Zellen aber erhalten bliebe. Der ununterbrochene Zusammenhang dieser ist natürlich Vorbedingung für das Zustandekommen der Strömung: in Zellen, welche an entleerte Nachbarzellen grenzen, ist eine sichtbare Protoplasmabewegung nicht vorhanden.

Ich versuchte nun zunächst schwach zu plasmolysiren, indem ich bei einer Deckglaskultur vom Rande her 10 proc. Rohrzuckerlösung zufliessen liess. Plasmolyse trat nicht ein; hingegen fiel mir auf, dass die acropetale (d. h. gegen den Rand gerichtete) Plasmabewegung augenblicklich viel lebhafter wurde. Bei Wiederholung des Versuches constatirte ich ausserdem, dass in einem benachbarten Faden, der zuvor durchaus keine Strömung gezeigt hatte, das Plasma nach dem Zuckertropfen hin sich in Bewegung setzte. Wurde aber die Lösung auf die Basis einer Hyphe gebracht, so schlug die Strömung sofort basipetale Richtung ein, selbst wenn zuvor eine starke acropetale Bewegung vorhanden gewesen war.

Ich dachte zunächst an chemotaktische Reize, obwohl es befremdend erschien, dass Zucker eine Anlockung sollte ausüben können, da *Ascophanus carneus* nicht besonders kohlehydratliebend ist. Es wurden daher Versuche mit bevorzugten Nährstoffen: Mistdecoct, Asparagin, Pepton und Fleischextract, angestellt. Es gelang

aber niemals, Strömung hervorzurufen, ja, wenn solche vorhanden gewesen war, stockte sie nicht selten augenblicklich. Den gleichen Erfolg, wie die eben angeführten verdünnten Nährlösungen, hatte auch ein Zusatz von destillirtem Wasser. Chemotaxis schien demnach ausgeschlossen.

Nun ist aber Rohrzucker in 10proc. Lösung in vielen Fällen schon schwach plasmolysirend, und der Gedanke lag daher nahe, das Zuströmen des Protoplasmas auf eine örtliche Wasserentziehung zurückzuführen.

Diese Annahme hat in einer langen Reihe von Versuchen, welche ausschliesslich an Deckglaskulturen angestellt wurden, ihre Bestätigung gefunden.

Die Deckglaskulturen wurden auf Lamellen von 24 × 46 mm angelegt. Als Substrat kam zur Verwendung: Agar 0,5—2% mit Asparagin, Mistdecoct, Pepton, Glykose, Rohrzucker, Natrium- und Kaliumchlorid in verschiedenen Concentrationen und Mischungen. Geimpft wurde mit bakterienfreiem Material aus Erlenmeyer-Flüssigkeitskulturen, und die Impfstelle möglichst central gewählt, so dass also acropetal = dem Rande zu, basipetal = nach der Mitte hin bedeutet. Die Hyphen, welche der Beobachtung unterzogen wurden, lagen fast immer ganz im Substrat; nur die Spitzen waren manchmal auf den Cartonrand der feuchten Kammer hinausgewachsen. Die Lösungen, welche durch ihre wasserentziehende Kraft Plasmabewegung verursachen sollten, mussten daher erst den Nähragar durchdringen, ehe sie den Faden erreichten. Nur in einigen wenigen Fällen lagen die Hyphen so oberflächlich, dass ein directer Zutritt möglich war

Der jeweilig beobachtete Faden wurde bei schwacher Vergrösserung auf dem Deckglas markirt, dann die ganze feuchte Kammer vom Objectträger gehoben, die Lösung mit einer sehr feinen Pipette auf die markirte Stelle gebracht und möglichst rasch auf diese eingestellt.

Experimentirt wurde mit folgenden Substanzen, deren osmotische Werthe (42, 44, 54, 55, 56) der Uebersichtlichkeit halber angeführt werden mögen[1]). [Tabelle siehe folgende Seite].

Versuche:

1. Faden ohne jegliche Plasmabewegung. Auf den jüngsten Theil ein kleines Tröpfchen 10proc. Rohrzuckerlösung gebracht: augenblicklich acropetale Strömung.

Unter gleichen Bedingungen die Rohrzuckerlösung auf den basalen Theil einer Hyphe gebracht: sofort basipetale Bewegung.

---

1) Die Zahlen sind der Tabelle in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (2. Aufl., p. 128 und 129) entnommen; nur für Natr. citr. neutr. habe ich sie selbst berechnet (54, 89).

2. Faden mit starker acropetaler Plasmabewegung. R.-Z.[1]) auf die Basis gebracht: der Strom stockt und fliesst dann basipetal.

Faden mit basipetaler Strömung. R.-Z. auf die Spitze gebracht: die Strömung wendet sich, wird acropetal.

3. Faden mit starker basipetaler Plasmabewegung. Destillirtes Wasser an der Spitze zugesetzt: Beschleunigung; auf die Basis gebracht: der Strom stockt.

4. R-Z. auf die Mitte eines Fadens gebracht: von beiden Seiten her Zuströmen des Protoplasmas.

Faden ohne Plasmabewegung. Auf die Basis 10%, auf die Spitze 25% R.-Z. gebracht: acropetale Strömung[2]).

Stoff	Concentrationen in %	Isosm. Coeff.	Salpeterwerth der 1% Lösung bezogen auf 0,1 Mol.-Gew. KNO_3	Isosm. Conc. bezogen auf 0,1 Mol.-Gew. KNO_3	Osmot. Druck der 1% Lösung in Atmosphären
Rohrzucker	1 2½ 5 10 20 25	2	0,195	5,13	0,69
Traubenzucker . .	5 10 15	2	0,37	2,7	1,25
Kalisalpeter . . .	1 2 5 10	3	0,99	1,01	3,5
Chlornatrium . . .	1 5 10	3	1,71	0,58	6,09
Acid. citric. . . .	1 5	2	0,35	2,88	1,23
Acid. tartaric. . .	1	2	0,44	2,25	1,76
Natr. citric. neutr.	1 2½ 5	5	0,64	1,55	2,26

Alle diese Versuche können mit gleichem Erfolg auch mit Dextrose, Kalisalpeter, Chlornatrium, Natr. citr. neutr. und Acid. citric. vorgenommen werden. Ausgeschlossen sind nur die niedrigen Concentrationen von Rohrzucker (1 und 2,5%), 1% Acid. citric. und tartaric. sowie 1% Natr. citric., auf deren Verhalten ich später zurückkommen werde. Auch 5proc. Citronensäure giebt nur selten gute Resultate, da sie sehr giftig wirkt und das Plasma bald tödtet.

Alle im Bewegungszustand des Protoplasmas hervorgerufenen Abänderungen sind nur von kurzem Bestand. Gewöhnlich erfolgt schon nach einer halben Minute oder noch früher eine Reaction.

1) „Rohrzuckerlösung" wird in der Folge mit „R.-Z." abgekürzt werden, und zwar ist bei obigen Versuchen — wenn keine Zahlen stehen — stets die gleiche Concentration, = 10%, gemeint.

2) Die angeführten Versuche sind natürlich nicht Einzelergebnisse, sondern das Facit einer langen Versuchsreihe

Aus Versuch 1 und 2 ersehen wir, dass durch wasserentziehende Mittel einerseits eine Strömung hervorgerufen, andererseits eine schon vorhandene zu entgegengesetzter Richtung gezwungen werden kann.

Versuch 3 zeigt uns, dass in einer Hyphe die basipetale Bewegung eine Beschleunigung erfährt, wenn auf die Spitze Wasser gebracht wird, und dass umgekehrt der Strom stockt, wenn man das Wasser an der Basis zusetzt.

Aus Versuch 4 geht hervor, dass das Plasma von beiden Seiten her nach einem auf die Mitte des Fadens gebrachten Zuckertropfen hinströmt, dass also in ein und derselben Hyphe im oberen und unteren Theil entgegengesetzte Stromrichtung hervorgerufen werden kann.

Versuch 5 endlich ergiebt, dass sich das Plasma nach der concentrirteren Zuckerlösung wendet, dass also im gegebenen Fàll die Stromrichtung von der wasserentziehenden Kraft, d. h. vom osmotischen Werth der zugesetzten Lösung abhängig ist.

Somit erscheint die künstlich verursachte Strömung leicht erklärlich. Indem der Zusatz von plasmolysirenden Substanzen localisirt wird, erfolgt durch Wasserentzug eine örtliche Verminderung des Turgors. Naturgemäss sollte Plasmolyse eintreten. Da aber die Lösung nur allmählich das Substrat zu durchdringen vermag, und da, wie schon erwähnt, die Plasmakörper eines Zellfadens in Folge der durchbrochenen Querwände alle in offener Verbindung stehen, so wird durch ein Nachschieben von Protoplasma der Druckverlust gedeckt, die Spannung ausgeglichen [1]). Es ist demnach auch leicht erklärlich, weshalb eine künstlich erzeugte Strömung nur kurze Zeit anhält: Sie dauert eben gerade so lange, bis der Turgor, welcher durch Wasserentzug local vermindert worden war, sich im Zellfaden wieder ausgeglichen hat. Ist dies erreicht, so tritt Stillstand ein.

Die spontan auftretende Strömung, deren Ursache ich gleichfalls in Druckverschiedenheiten im Plasma suche, wäre demnach in erster Linie als eine, durch die besondere Structur der Querwände bedingte, physikalische Nothwendigkeit aufzufassen.

---

1) Bringt man 25proc. Rohrzuckerlösung direct auf eine Hyphe, so erfolgt Plasmolyse, und das Experiment misslingt.

Dass dabei aber nicht nur physikalische Kräfte mit im Spiel sind, und dass der Organismus als solcher regelnd und leitend eingreift, ist wohl selbstverständlich. Den Beweis hierfür liefert uns vor allem die Entleerung der Hyphen an denjenigen Stellen, wo sich ein Mangel an Nährstoffen geltend macht. Eine Wanderung des Protoplasmas durch das Substrat, unter Zurücklassung der alten Zellhüllen, wäre natürlich gänzlich ausgeschlossen, wenn nur das Bestreben nach einem Spannungsausgleich zur Geltung käme.

Bei *Ascophanus carneus* aber haben wir zwei Ortsveränderungen des Protoplasmas auseinander zu halten: Die eine ist die bei Pilzen allgemein verbreitete, fast unmerklich vor sich gehende Wanderung des lebenden Zellinhaltes von nährstoffarmen nach nährstoffreicheren Theilen des Substrates. Diese Ortsveränderung ist höchstens am Wachsen und Wiederschwinden der Vacuolen bemerkbar, macht sich aber niemals als sichtbare Bewegung geltend.

Die andere, für *Ascophanus carneus* specifische Ortsveränderung des Protoplasmas, die stark in die Augen fallende „Strömung“, verdankt ihr Zustandekommen einzig und allein den durchbrochenen Querwänden, welche einen fast augenblicklichen Ausgleich ermöglichen, sobald an einer Stelle der Turgor verändert wird. Diese Veränderung kann aus ganz verschiedenen Ursachen hervorgehen: auf ein Vacuoligwerden einzelner Hyphentheile, auf Transpiration, Wachsthum, ungleichen osmotischen Werth an verschiedenen Stellen des Substrates etc. zurückzuführen sein.

Die beiden Arten der Plasmawanderung bei *Ascophanus carneus* sind in ihren Ursachen von einander unabhängig; aber sie werden sich durch ihre Wirkungen gegenseitig beeinflussen: Die „Strömung“ kann, je nach den Druckverhältnissen, das langsame Vordringen des Plasmas unterstützen, oder ihm zeitweilig entgegenarbeiten. Andererseits wird die Strömung zu guterletzt doch der unmerklichen Plasmaauswanderung unterliegen; denn diese ist für das Mycel geradezu Lebensbedingung, jene verdankt ihren Ursprung lediglich einer Structurbesonderheit der Querwände.

Die spontane Plasmabewegung habe ich mir folgendermaassen zu erklären versucht: Wie im übrigen Pflanzenreich, so sind auch bei *Ascophanus carneus* die jüngsten Zellen dicht mit Protoplasma erfüllt, welchem Vacuolen vollständig abgehen. Wenn aber die Zellen älter werden, sondern sich in ihnen abgegrenzte Safträume aus, welche durch stetige Zunahme das Protoplasma mehr und mehr verdrängen, sodass es zuletzt einen dünnen Wand-

belag bildet, oder fast gänzlich in Vacuolenhaut umgestaltet wird (42, 43, 44). Während dieser inneren Veränderungen hat aber die Zelle keine Längsstreckung erfahren, da intercalares Wachsthum fehlt. Auch der Breitendurchmesser nimmt nicht mehr zu, sobald einmal eine deutliche Strömung aufgetreten ist. Trotzdem also die Zellen ihr Lumen nicht mehr vergrössern, bilden sich in ihnen stetig wachsende Safträume aus, womit wahrscheinlich eine Steigerung des Turgors verbunden ist. Wären nun die einzelnen Zellen für sich abgeschlossene Individuen, so würde in Folge des zunehmenden Druckes die Zelle einfach praller. Da nun aber, wie aus allen bisherigen Beobachtungen sicher hervorzugehen scheint, die Querwände durchlöchert sind, so erfolgt eine stetige Ausgleichung der Druckdifferenz, indem das Plasma von den anschwellenden Vacuolen verdrängt wird.

Wenn also die älteren basalen Theile einer Hyphe vacuolig werden, so muss das Plasma nach der wachsenden Spitze hin ausweichen. Hat diese erst einmal die feuchte Kammer verlassen und die freie Luft erreicht, so wird die Bewegung in Folge der Transpiration beschleunigt, bisweilen vielleicht sogar durch diese allein unterhalten.

Von den früher erwähnten Versuchen entspricht der dritte am meisten den natürlichen Verhältnissen; die anderen stehen mit ihnen sogar in einem gewissen Gegensatz: Während nämlich die spontane Protoplasmabewegung — wenigstens anfangs — durch einen localen Ueberdruck verursacht wird, beruht die künstlich erzeugte auf einer örtlichen Druckverminderung. In beiden Fällen aber handelt es sich um einen Spannungsausgleich.

Dass die Plasmaströmung durchaus nicht immer acropetal, sondern ebenso oft, bei älteren Kulturen vielleicht vorwiegend, basipetal ist, widerspricht dieser Auffassung nicht. Denn es ist doch leicht denkbar, dass das Protoplasma in Folge der basal zuerst entstehenden Vacuolen gegen die Spitze hin gedrängt und später, beim Vacuoligwerden der Spitze, wieder zurückgeschoben werden kann.

Fortgesetzte Beobachtungen[1]) an einer grossen Zahl von Deckglaskulturen gaben hierfür oft genug eine volle Bestätigung: Wenn die Basis der Hyphen Vacuolen aufwies, war die Strömung acropetal, bei vacuoliger Spitze basipetal. War das Mittelstück eines Fadens vacuolig, so floss das Plasma nach beiden Seiten hin ab. Manchmal lagen aber die Verhältnisse auch derart, dass meine Annahme ganz haltlos erschien: Oft war der Faden, so weit er beobachtet werden konnte, dicht mit Plasma

1) Die zu beobachtenden Hyphen wurden auf dem Deckglas markirt und täglich zwei- bis dreimal die Vacuolenverhältnisse und der Bewegungszustand des Protoplasmas aufgezeichnet.

erfüllt, welches in raschem Lauf dahinfloss. Dieser Fall trat jedoch nur bei älteren Kulturen ein, wo dann stets die Fäden an die Luft hinaus gewachsen waren. In den Lufthyphen muss aber der Wasserverlust durch Transpiration eine locale Herabsetzung des Turgors zur Folge haben, und diese Differenz in der im Grunde genommen einheitlichen Protoplasmamasse giebt den Anstoss zu einer ausgleichenden acropetalen Bewegung. Werden nun die Lufthyphen mit Wasser bedeckt, so stockt der Strom augenblicklich und schlägt dann entgegengesetzte Richtung ein. Fäden, welche zum Theil aus dem Substrat getreten sind, weisen zwar nicht selten auch basipetale Bewegung auf. Die Ursache hierfür liegt in dem Vacuoligwerden der Spitzen, ein Vorkommniss, welches, namentlich bei älteren Kulturen, oft genug beobachtet werden kann.

Immerhin sind die an alten Kulturen gewonnenen Resultate zum Mindesten unsicher. Bei jungen Kulturen hingegen, wo der ganze Faden im Substrat liegt und der Beobachtung bequem zugänglich ist, wo auch die Anastomosen mit den Nachbarhyphen wenig zahlreich sind, tritt in 99 von 100 Fällen zuerst acropetale Strömung auf, welche sich allmählich gegen die kräftig wachsende Spitze hin verliert. Dabei ist stets ein Vacuoligwerden der basalen Theile zu beobachten. Wenn einmal in einem jungen Faden zuerst basipetale Protoplasmabewegung vorkommt, so ist sicher die Spitze im Begriff, sich mit Vacuolen zu füllen, wobei dann natürlich das Wachsthum eingestellt wird.

Aus den zahlreichen Beobachtungen an Deckglaskulturen, sowie aus den Ergebnissen der früher angeführten Versuche, darf mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass die Veranlassung zur Protoplasmaströmung in den localen Turgorschwankungen zu suchen ist. Die Ursachen dieser Turgorschwankungen sind sehr verschieden, in der Hauptsache aber wohl auf das Vacuoligwerden der Hyphen und auf die Herabsetzung des Turgors in Folge der Transpiration zurückzuführen.

Es erübrigt nun noch, auf die Versuche mit Lösungen von geringem osmotischem Werth einzugehen.

Dabei kommen folgende Substanzen in Betracht:

Stoff	Concentration in %	Salpeterwerth der jeweiligen Lösung in 0,1 Mol.-Gew. KNO_3	Osmotischer Druck der jeweiligen Lösung in Atmosphären
Rohrzucker	1	0,195	0,69
"	2½	0,488	1,725[1])
"	5	0,975	3,45[1])
Acid. citric.	1	0,35	1,23
Acid. tartaric.	1	0,44	1,76
Natrium citric.	1	0,64	2,26
Kalisalpeter	1	0,99	3,5

1) Vorausgesetzt, dass der osmotische Druck der Concentration proportional zunimmt (42, 44, 39, 40, 41).

Die Versuche mit so niedrigen Concentrationen sind natürlich viel unsicherer, als die früher angeführten, weil die jeweilige Reaction lange nicht so prompt und scharf erfolgt. Die Gefahr, spontane Bewegungen und Aenderungen in der Stromrichtung für künstlich erzeugte zu halten, ist somit viel grösser.

Was nun die obenstehenden Lösungen anbelangt, so ist ihre Wirkung — wenn überhaupt eine solche constatirt werden kann — eine sehr verschiedene: bald wasserentziehend, bald wasserzuführend. Bedingend sind dabei in erster Linie der Zustand und die Turgorverhältnisse des Mycels. Die verschiedenen Kulturen, ja selbst die Fäden ein und desselben Mycels können sich in dieser Beziehung sehr ungleich verhalten. Junge, dicht mit Plasma erfüllte Hyphen gestatten ein Experimentiren weniger leicht, als vacuolige. Und was von den einzelnen Fäden gilt, kann ebenso gut auf die verschiedenen Theile einer Hyphe angewendet werden: die wachsende Spitze, welche der Vacuolen entbehrt, ist weniger leicht zu beeinflussen, als die stark vacuolige Basis.

Damit ist aber nicht gesagt, dass in den wachsenden Spitzen ein höherer Druck sei, als in der Basis, denn eine constante Turgorverschiedenheit ohne Ausgleich scheint mir bei durchbrochenen Querwänden schlechterdings unmöglich.

Das ungleiche Verhalten lässt sich auch auf andere Weise erklären: Da in den jungen Hyphentheilen Vacuolen vollständig fehlen, muss der gesammte gegen die Zellwand ausgeübte Druck dem Protoplasma selbst zugeschrieben werden, während in den basalen, stark vacuoligen Theilen der Druck in erster Linie durch die im Zellsaft gelösten, osmotisch wirksamen Substanzen zu Stande kommt. Es ist nun wohl denkbar, dass in den dicht mit Plasma erfüllten Hyphen die Quellungsenergie des Protoplasmas mehr, als die allfällig in ihm gelösten, osmotisch wirksamen Körper in Betracht kommt. Der osmotische Druck nimmt aber proportional der Concentration (d. h. der Volumabnahme), die Quellungsenergie hingegen rascher zu, als der Wasserverlust (42, 43, 39), und somit würde eine auf die Hyphenspitze einwirkende plasmolysirende Lösung durch geringere Volumabnahme (d. h. geringeren Wasserverlust) des Plasmas äquilibrirt werden, als in der vacuoligen Basis. Ein geringerer Wasserverlust ist aber im vorliegenden Fall gleichbedeutend mit einer geringeren Bewegung des Zellinhaltes.

Es stand von vorneherein zu erwarten, dass das **Substrat einen bedeutenden Einfluss auf den Turgor der Zellen** ausüben werde (48, 51, 44). Denn gerade die Pilze sind im Allgemeinen sehr anpassungsfähig an die Natur des Substrates, namentlich in Bezug auf den osmotischen Werth desselben. Kann doch z. B. bei *Aspergillus niger*, der concentrirten Nährlösung entsprechend, der osmotische Druck auf 157 Atmosphären gesteigert werden (44).

Es wurden deshalb die untenstehenden Kulturen angelegt, welche der Kürze halber, je nach dem Substrat, nummerirt werden mögen:

I.	1½%	Agar	+	Mistdecoct			
II.	1½%	„	+	„	+	0,5%	Rohrzucker,
III.	1½%	„	+	„	+	1,25%	„
IV.	0,5%	„	+	„			
V.	0,5%	„	+	„	+	5%	„
VI.	0,5%	„	+	„	+	12½%	„
VII.	0,5%	„	+	„	+	1%	Kalisalpeter,
VIII.	0,5%	„	+	„	+	1%	Chlornatrium,

Die relative Menge von Mistdecoct war stets die nämliche.

Die Versuche wurden immer mit einer Reihe von Parallelkulturen angestellt, wobei dann jeweilen II und III mit I, I mit IV, V, VI, VII und VIII mit IV verglichen wurden. Natürlich gestatten nur gleich alte Mycelien und Kulturen, welche vom nämlichen Impfmaterial stammen, einen richtigen Vergleich.

Die Versuche wurden, ganz wie die früheren, an Deckglaskulturen angestellt. Sie ergaben sehr verschiedene Resultate, welche nur zum Theil den gehegten Erwartungen entsprachen. Es verhielten sich nämlich II, III, V und VI wie I, d. h. also, **dass weder die Concentration des Agar, noch ein Zusatz von Rohrzucker zum Substrat einen Einfluss auf den osmotischen Druck der Zellen ausübte**, während ein solcher in den Kulturen VII und VIII unverkennbar festzustellen war.

Als Maass, in wie weit die früher erwähnten Lösungen von geringem osmotischem Werth einzuwirken im Stande sind, mögen die Versuche mit IV gelten: 1% Rohrzucker übte keinen Einfluss auf die Plasmabewegung aus, oder wirkte wie destillirtes Wasser. 1% acid. citric. oder tartaric. verhielten sich in der Regel, wie 1% Rohrzucker, vermochten aber in seltenen Fällen auch ein Zuströmen des Plasmas zu veranlassen. 2,5% Rohrzucker oder 1% Natr. citric. hatten entweder keinen Einfluss, oder, was häufiger der Fall war, sie riefen ein Zuströmen hervor.

5 % Rohrzucker oder 1 % Kalisalpeter veranlassten fast ausnahmslos ein Zuströmen.

Es sei nochmals hervorgehoben, dass diese Angaben also nicht bloss für die Kulturen I, II, III und IV gelten, deren Substrate geringen osmotischen Werth haben, sondern dass sie in ganz gleicher Weise auch auf V und VI anzuwenden sind, wo doch das Substrat ursprünglich denselben oder gar einen bedeutend höheren osmotischen Werth besass, als die in Frage kommenden Lösungen.

Die Versuche an VI (12 1/2 % Rohrzucker) können wegen des sehr beeinträchtigten Wachsthums immer erst nach drei bis vier Tagen vorgenommen werden. Um diese Zeit sind aber die Parallelkulturen IV (ohne Rohrzucker) schon längst auf den Cartonrand hinausgewachsen und somit die Mycelien nicht nur anderen äusseren Bedingungen unterworfen, sondern auch der mikroskopischen Untersuchung grossentheils entzogen. Das ist natürlich als ein Fehler in Rechnung zu bringen.

An V (5 % Rohrzucker) gelang es jedoch nicht selten, die Versuche correct vorzunehmen. Dabei stellte sich heraus, das in der Regel eine 2 proc. Kalisalpeterlösung nöthig war, um ein Zuströmen zu veranlassen, während bei IV (ohne Rohrzucker) stets schon eine 1 proc. Lösung ausreichte. Das rührt aber nur davon her, dass in den Zuckerkulturen die Hyphen viel dichteren Inhalt und relativ wenig Vacuolen aufwiesen, sodass eine Beeinflussung von vorneherein schwieriger sein musste. Beweis hiefür sind die Versuche an vereinzelten stark vacuoligen Fäden der Kulturen V: hier genügte eine 1 proc. Kalisalpeterlösung vollständig, um ein Zuströmen des Plasmas zu veranlassen.

Die Zuckerkulturen, welche, je nach dem Zuckergehalt des Substrates, im Wachsthum mehr oder weniger stark zurückbleiben, sind also im Allgemeinen weniger reactionsfähig, als die übrigen. Der Grund hiefür liegt einerseits, wie schon erwähnt, in dem relativ viel dichteren Zellinhalt, andererseits im gehinderten Wachsthum und dem weniger guten Zustand des Mycels überhaupt. Trotzdem konnte zu wiederholten Malen ganz unzweifelhaft durch Lösungen, welche geringeren osmotischen Werth besassen, als das ursprüngliche Substrat, ein Zuströmen veranlasst werden: so z. B. in einer Kultur VI (12 1/2 % Rohrzucker) mit 5 proc. Rohrzuckerlösung.

Das ist eine Thatsache, für welche ich keine Erklärung zu geben vermag. Ich glaube aber, dass der Rohrzucker bei dem

langsamen Aufbau des Mycels irgendwie zur Entstehung des Glykogens beigetragen hat, da er mit zu den besten Glykogenbildnern gehört, und da in der That die Zuckerkulturen sehr viel mehr Glykogen führen, als die entsprechenden Kulturen IV.

Glykogen aber giebt, wie die Stärke, keine eigentliche Lösung mit Wasser. Wie diese kann es sich deshalb in den Zellen in grosser Menge anhäufen, ohne dadurch den osmotischen Druck und den Turgor entsprechend zu steigern [43, 44][1]).

Ganz anders sind die Resultate, welche an VII und VIII gewonnen wurden: Hier ist in den durchaus normal entwickelten, im Wachsthum in keiner Weise behinderten Mycelien nur durch eine mindestens 2proc. Kalisalpeterlösung ein Zuströmen des Plasmas herbeizuführen. Eine 1 proc. Lösung hat entweder keinen Einfluss, oder sie wirkt wie destillirtes Wasser. In diesem Fall hat also der höhere osmotische Werth des Substrates eine unverkennbare Steigerung des osmotischen Druckes zur Folge.

Zum Schluss muss noch das Verhalten der Protoplasmabewegung bei Gemmenbildung des Mycels erwähnt werden.

Haben sich z. B. die Zellen der Nebenzweige einer Hyphe in Gemmen umgewandelt, so gelingt es zwar noch, im Hauptfaden, dessen Glieder ihre ursprüngliche Gestalt beibehalten haben, mit 10—25proc. Rohrzuckerlösung Strömung hervorzurufen. Niemals aber konnte ein Durchtritt von Plasma durch die Wände der Gemmenreihen festgestellt werden. Ich muss daher annehmen, dass die glatten, der Bläschen fast stets entbehrenden Gemmenquerwände wirkliche, geschlossene Membranen darstellen.

Zusammenfassung.

1. Die für *Ascophanus carneus* typische Plasmabewegung wird hervorgerufen durch Druckverschiedenheiten in den Zellkörpern eines Fadens, resp. Fadensystems.

2. Der rasche Spannungsausgleich, der als Strömung in Erscheinung tritt, ist nur möglich in Folge des Durchbrochenseins der Querwände.

---

1) Errera: Sur le glycogène chez les Basidiomycètes p. 47:

Le glycogène ne forme dans l'eau qu'une pseudosolution, ce qui lui permet, comme à l'amidon, de s'accumuler presque indéfiniment dans les cellules.

3. Bei der Gemmenbildung wird die Strömung eingestellt: die Querwände schliessen sich.

4. Der osmotische Druck in den Zellen ist abhängig vom osmotischen Werth des Substrates, insofern der osmotisch wirksame Bestandtheil desselben nicht Zucker ist.

II. Die Ascusfrucht.

Bau und Entwicklung der Apothecien.

Die mehr beiläufigen Beobachtungen über die Entwicklung der Apothecien wurden häuptsächlich an Fruchtkörperanlagen angestellt, welche in grosser Zahl an den Wänden der Kulturgläser entstanden waren, von wo sie sich sammt dem Mycelgeflecht mit Leichtigkeit abheben liessen. Andererseits aber konnte der Bildungsprocess auch direct an Deckglaskulturen verfolgt werden.

Die Entwicklung der Ascusfrucht wird — wie schon längst bekannt (26) — eingeleitet durch die Bildung eines differenzirten Initialorganes, das man als Ascogon, Archicarp oder Carpogon zu bezeichnen pflegt (1, 63). Es hat viel Aehnlichkeit mit dem von Woronin (60) bei *Ascobolus pulcherrimus* aufgefundenen „wurmförmigen Körper", dem „Scolecit" Tulasne's (52) und Janczewski's (26), und entsteht als mehr oder weniger stark gewundener, einheitlicher Schlauch, der sich während des Wachsthums septirt, so dass eine Reihe kurzer, dicker Zellen zu Stande kommt (Fig. 8a, b, c Taf. VII).

Am gleichen Mycelzweig sprossen dann dünne Hyphen aus, welche sich dem Ascogon anlegen (Fig. 9 Taf. VII), es umspinnen und schliesslich durch reiche Verästelung ganz einhüllen. Eine Copulation habe ich nie beobachtet. Auch auf Mikrotomschnitten erwiesen sich stets sämmtliche Zellen des Ascogons intact, ohne Unterbrechung in der Membran. In ganz jungen Fruchtkörpern führten sie dichten protoplasmatischen Inhalt; später entleerten sie sich vollständig und waren in ausgebildeten Apothecien gewöhnlich gar nicht mehr aufzufinden.

Ob ein Geschlechtsact vorliegt oder nicht, soll dahingestellt bleiben. Entscheiden kann hierin nur eine Untersuchung der Kernverhältnisse (23). Nach dem Gesagten scheint aber eher ein analoger Fall vorzuliegen, wie bei *Pyronema confluens* (52), *Ascob. pulcherrimus*, *Peziza scutellata* und *granulata* (60), wo das Initial-

organ sich bei der Bildung der ascogenen Hyphen allem Anschein nach passiv verhält.

Das Ascogon selbst ist äusserst variabel, was Zahl und Dimensionen der Zellen, sowie Zahl und Anordnung der Windungen betrifft: bald sind drei bis vier Schraubengänge vorhanden, bald nur ein einziger; in extremen Fällen ist das Initialorgan sogar ganz gestreckt oder nur leicht gekrümmt. Während die vegetativen Hyphen — Gemmen ausgenommen — eine maximale Breite von 8 μ erreichen, schwankt der Breitendurchmesser der mittleren Ascogonzellen meist zwischen 14 und 20 μ; der Längsdurchmesser ist gewöhnlich etwas geringer.

Niemals zeichnet sich eine Zelle durch besondere Grösse aus, wie dies Janczewski (l. c.) bei *Ascobolus furfuraceus* beschreibt. Gewöhnlich existirt auch keine scharfe Grenze zwischen den Zellen des Ascogons und denjenigen des Mycels, sondern diese gehen in jene über, indem sie nach und nach an Länge ab- und an Breite zunehmen, wobei sie sich schraubig aufwinden. Ist ein gewisses Maximum der Dimensionen erreicht, so verringert sich der Breitendurchmesser der Zellen wieder allmählich, und schliesslich wächst die Spitze des Ascogons als gewöhnliche vegetative Hyphe weiter (Fig. 8b, c, Taf. VII).

Während also bei *Ascobolus furfuraceus* der „Scolecit" einen Endzweig darstellt, bildet er sich im vorliegenden Fall zwar ebenfalls terminal aus, kommt aber schliesslich durch fortgesetztes Spitzenwachsthum intercalar zu liegen. Es ist somit nicht überraschend, dass ein Mycelfaden mehrere Mal zum Ascogon differenzirt werden kann, sodass eine scharfe Trennung benachbarter Fruchtkörper unmöglich wird. Doch ist dies immerhin ein ziemlich seltener Fall, und nur in der Entstehung, nicht aber im Endeffect von der gewöhnlichen, nachträglichen Verschmelzung der Apothecien zu unterscheiden.

Von einer ausführlichen Beschreibung der Ascusfrucht habe ich Abstand genommen. Erwähnen möchte ich nur, dass sich schon Asci mit fertig ausgebildeten Sporen vorfinden, wenn der Fruchtkörper noch vollständig geschlossen ist. Während die Anlagen der Apothecien in verhältnissmässig kurzer Zeit auftreten, sind zu ihrer Ausreifung mehrere Wochen erforderlich.

Die vollständig ausgebildeten Sporen erscheinen fein granulirt. Sie keimen aber leichter aus, ehe sie in dieses Stadium eintreten, also wenn sie, mit glatter Membran versehen, noch im Ascus eingeschlossen liegen.

Bedingungen zur Bildung der Fruchtkörper.

Von maassgebendem Einfluss auf die Entwickelung der Apothecien von *Ascophanus carneus* sind: Licht, Sauerstoff- und Wasserdampfgehalt der Luft, Temperatur und chemische wie physikalische Beschaffenheit des Substrates.

Einfluss des Substrates.

Zur normalen Ausbildung der Apothecien ist in erster Linie ein kräftiges vegetatives Wachsthum erforderlich.

Allein dies genügt nicht. Es kommt sehr darauf an, durch welche Stoffe die gute Entwickelung bedingt wird: Sind es vorwiegend Kohlehydrate, so bleibt das Mycel trotz kräftigen Wachsthums steril; ist das Substrat aber reich an stickstoffhaltigen Substanzen, so werden die Ascusfrüchte in sehr grosser Zahl angelegt. Dagegen tritt auf Kohlehydraten die Nebenfructification — wenn man die Gemmenbildung als solche bezeichnen darf — mehr in den Vordergrund.

Den besten Beweis, wie unerlässlich nothwendig stickstoffreiches Substrat für die Entwickelung der Apothecien ist, liefert ein Vergleich der Kulturen auf Pferdemist mit denjenigen auf Brot:

Substrat	Zusatz	Zustand des Myceliums
Pferdemist	Wasser	Nach 3—4 Tagen zahlreiche Fruchtkörperanlagen.
Brot	„	Nach 4 Wochen noch vollständig steril.
„	Ammonphosphat 1 %	„
„	Kalisalpeter 1 %	„
„	Ammonnitrat 0,8 %	„
„	Saures weins. Ammon 1,7 %	„
„	Harnstoff 1 %	„
„	Glykocoll 1 %	„
„	Alanin 1 %	„
„	Leucin 1 %	„
„	Asparagin 1 %, 2 %	„
„	Pepton 2 %	Aussergewöhnlich üppiges vegetatives Wachsthum. Nach 3 Wochen einige wenige Fruchtkörperanlagen.
„	Mistdecoct conc.	Nach 9—10 Tagen zahlreiche Fruchtkörperanlagen.

Ein Blick auf die vorstehende Tabelle zeigt uns, wie ungünstig ein vorwiegend kohlehydrathaltiger Nährboden für die Bildung der Fruchtkörper ist: Ohne Zusatz von stickstoffhaltigen Substanzen unterbleibt sie ganz.

Nitrate und Ammonsalze, aus welchen viele Pilze ihren Stickstoffbedarf vollkommen zu decken vermögen, können von *Ascophanus carneus* als Stickstoffquellen überhaupt kaum benutzt werden (vergl. p. 275). Aber selbst organische Substanzen, wie die oben erwähnten Amidosäuren und Säureamide, reichen nicht aus, um die Apothecienbildung anzuregen.

Der Gedanke liegt nun nahe, das Sterilbleiben des Mycels in Brotkulturen der wasseranziehenden Kraft der Stärke zuzuschreiben. Denn ein Mangel an disponiblem Wasser muss nothwendiger Weise eine Behinderung der Nahrungsaufnahme — und damit auch des normalen Gedeihens — zur Folge haben.

Dass dieser Punkt jedoch sicher erst in zweiter Linie in Betracht kommt, die Hauptwirkung aber den chemischen Eigenschaften des Substrates als (vorwiegend) Kohlehydrat zugeschrieben werden muss, wird einmal durch das kräftige vegetative Wachsthum bewiesen, und geht ferner klar aus dem Umstand hervor, dass auch auf Brot reichlich Fruchtkörperbildung stattfindet, wenn man dasselbe, statt mit Wasser, mit einer entsprechenden Quantität Mistdecoct anfeuchtet. In diesem Fall wird aber das Wasser nicht nur von der Stärke, sondern ausserdem noch durch die im Decoct gelösten Salze festgehalten.

Immerhin ist der osmotische Werth des gebotenen Substrates ein Factor, von dem wenigstens die Zeit, welche ein Mycel zur Fruchtkörperbildung braucht, abhängig ist. Feuchtet man das Substrat (Pferdemist) anstatt mit Wasser mit einer entsprechenden Menge Zucker- oder Salzlösung an, so fructificirt das Mycel merklich später, und zwar nimmt die Verzögerung, wie zu erwarten steht, mit steigender Concentration der Lösungen zu.

Die Wirkung der untersuchten Kohlehydrate (Rohrzucker, Milchzucker, Maltose; Traubenzucker, Galactose, Laevulose, Raffinose; Dextrin) war jedoch bei isosmotischen Concentrationen durchaus nicht dieselbe, ein Beweis, dass die Verzögerung der Fructification nicht nur auf den höheren osmotischen Werth des Substrates zurückzuführen ist. Am ungünstigsten erwies sich Milchzucker, der schon in $2\frac{1}{2}$ proc. Lösung die Fruchtkörperbildung meist vollständig verhinderte.

Was von den Kohlehydraten gesagt wurde, gilt auch von den Salzen. Nur tritt bei diesen die Hemmungswirkung klarer zu Tage, indem sie ein viel besseres Mycelwachsthum zulassen, als isosmotische Lösungen von Kohlehydraten.

Eine vollständige Sterilität des Myceliums erreicht man erst mit ziemlich hohen Concentrationen: 25 % Rohrzucker oder 5 % Kalisalpeter. Aber schon weit unter dieser Grenze wird die Fructification auf die Bildung von Initialorganen beschränkt, welche einer weiteren Entwickelung nicht fähig sind. Lithium-, Zink- und Eisensalze beeinträchtigen nicht nur die Fruchtkörperbildung, sondern auch das Mycelwachsthum schon in ganz niedrigen Concentrationen, was natürlich nicht der wasseranziehenden Kraft, sondern lediglich der diesen Salzen eigenthümlichen Giftwirkung zuzuschreiben ist (3, 47).

In denjenigen Fällen nun, wo man durch Zugabe einer genügend concentrirten Zucker- oder Salzlösung die Fructification unterdrückt, wird das Sterilbleiben des Mycels bedingt durch das Zusammenwirken der wasseranziehenden Kraft und der specifisch chemischen Eigenschaften des Substrates. Der osmotische Werth desselben würde allein nicht genügen, wie wir gleich sehen werden.

Um den Antheil feststellen zu können, welcher beim Sterilbleiben des Mycels lediglich einem Mangel an disponiblem Wasser zukommt, muss die chemische Einwirkung der Salz- resp. Zuckerlösung eliminirt werden, d. h. an Stelle des physiologisch trockenen Nährbodens muss ein physikalisch trockener treten.

Um ein Durchfeuchten während des Sterilisirens zu verhindern, wurde das lufttrockene Substrat entweder mit einer dicken Collodiumschicht überzogen (31), oder aber dicht über demselben eine in das Kulturgefäss eingepasste, mit enger Oeffnung versehene Glasscheibe angebracht. Durch die während des Sterilisirens mit Baumwolle und Collodium verschlossene Oeffnung wurde geimpft. Nach etwa sieben Tagen erschien das Mycel über der Glasplatte, und nach weiteren zwei Wochen setzte die Apothecienbildung ein. Während also bei feuchtem Substrat drei, höchstens vier Tage bis zur Anlage der ersten Fruchtkörper vergehen, sind bei trockenem Nährboden ebensoviele Wochen erforderlich. Demnach wird die Apothecienbildung zwar durch Wassermangel wesentlich verzögert, aber keineswegs unterdrückt, vorausgesetzt, dass die übrigen Bedingungen günstig sind.

Abgesehen von der chemischen und physikalischen Beschaffenheit kommt für die Fruchtkörperbildung auch noch die Ausdehnung des Nährbodens in Betracht. Die Ascusfrüchte werden nämlich regelmässig zuerst an der Wandung der Kulturgefässe angelegt; erst viel später erscheinen sie auch auf dem Substrat.

Wird also der Zeitpunkt, in welchem die Lufthyphen die Glaswandung erreichen, hinausgeschoben, so muss auch die Anlage der Apothecien eine Verzögerung erfahren.

Dies ist nun thatsächlich der Fall: Es genügt, dem Substrat eine weite Ausdehnung zu geben, um ein Mycel bei den günstigsten Ernährungsbedingungen verhältnissmässig lange Zeit steril zu halten. So bildeten sich z. B. in einem Kulturgefäss, dessen Durchmesser 4 cm betrug, die ersten Fruchtkörperanlagen nach drei Tagen, in einem anderen mit 15 cm Durchmesser erst nach 17 Tagen. Die absolute Menge der gebotenen Nahrung ist hierbei ganz ohne Einfluss: Auf 10 g Substrat kann ein Mycel schon nach drei Tagen zum Fructificiren gebracht oder zwei Wochen lang steril gehalten werden, je nach der Ausdehnung, die man dem Substrat giebt.

Es ist hervorgehoben worden, dass die Bildung der Ascusfrüchte zunächst nur am Luftmycel erfolgt. Wenn die Kulturen aber ein Alter von etwa drei Wochen erreicht haben, so beschränkt sich die Fruchtkörperbildung nicht mehr auf die Gefässwandung, sondern sie greift auch auf das Substrat über. Dies kann nun entweder einer Erschöpfung oder einer specifischen Veränderung des Nährbodens zuzuschreiben sein. Dass der ersteren Ursache, wenn auch nicht die ganze, so doch jedenfalls die Hauptwirkung zukommt, scheint mir der folgende Versuch zu beweisen:

Ein Quantum Pferdemist wurde mit viel destillirtem Wasser sterilisirt und gut verschlossen stehen gelassen, sodass eine chemische Veränderung durch Bakterienthätigkeit unmöglich war. Nach zwei Tagen wurde das Decoct abgegossen, der Rückstand wiederholt mit destillirtem Wasser ausgewaschen und das auf solche Weise verschlechterte Substrat inficirt. Das Wachsthum war ein erheblich geringeres Erst nach sieben Tagen traten an den Wandungen einige Fruchtkörperanlagen auf; aber schon zwei Tage später griff die Apothecienbildung auch auf das Substrat über und blieb in der Folge fast ausschliesslich auf dieses beschränkt.

Auf einem nährstoffreichen Substrat bilden sich also nach drei Wochen, auf einem dürftigen nach neun Tagen Fruchtkörperanlagen, während am Luftmycel, wo die Hyphen von jeder selbstthätigen Nahrungsaufnahme ausgeschlossen sind, zur Fructification drei Tage erforderlich sind.

Hieraus ergiebt sich, dass Myceltheile, welche reichlich Nahrung aufnehmen, zur Bildung der Fruchtkörper nicht befähigt sind. Ein stets in allen Theilen üppig ernährtes Mycel würde dauernd steril bleiben.

Vorausgesetzt, dass alle äusseren Bedingungen günstig sind, wird demnach die Fruchtkörperbildung erst eingeleitet, wenn die directe Nahrungsaufnahme entweder ganz eingestellt

oder doch stark beschränkt wird. Es liegt also hier ein analoger Fall vor, wie bei der von Klebs (33) untersuchten *Saprolegnia mixta*, wo die Bildung der Fortpflanzungsorgane ebenfalls durch localen Nahrungsmangel angeregt wird. Wie bei *Saprolegnia mixta* kann auch bei *Ascophanus carneus* durch Uebertragung eines kräftigen Mycels auf nahrungsarmes Substrat, z. B. auf reinen Agar, Fructification veranlasst werden. Es genügt sogar, wenn das Mycel in eine trockene, sterilisirte Glasdose gebracht wird, um in wenigen Tagen die Bildung zahlreicher Fruchtkörperanlagen hervorzurufen.

Die Veranlassung zur Apothecienbildung, der auslösende Reiz, ist also in der Hemmung der selbstthätigen Nahrungsaufnahme zu suchen. Die Hyphen, welche von dieser ausgeschlossen sind, wechseln gleichsam die Function, indem sie in ein Abhängigkeitsverhältniss zu den im Substrat wuchernden Myceltheilen treten: die Nahrung wird lediglich von diesen zugeleitet, wobei jedenfalls die ausgiebige Protoplasmaströmung keine kleine Rolle spielt (28, 30, 27, 57).

Einfluss der Temperatur, des Sauerstoff- und Wasserdampfgehaltes der Luft.

Temperatur.

Die optimale Temperatur für die Bildung der Fruchtkörper liegt zwischen 22° und 24° C.; das Maximum bei 29°, das Minimum bei 17° C.

Bei 28° C. werden wohl noch Apothecien angelegt, aber nicht weiter entwickelt, während bei einer constanten Temperatur von 17° C. selbst die Bildung der Initialorgane unterbleibt.

Für Flüssigkeitskulturen liegen die Cardinalpunkte etwas höher: das Optimum bei 25°, das Maximum etwa bei 35° C., eine Temperatur, welche auf festem Substrat auch die Mycelentwickelung ausschliesst.

Sauerstoffgehalt der Luft.

Um den Einfluss der Partiärpressung des Sauerstoffs festzustellen — denn auf diese kommt es nach Wieler's Untersuchungen (59) allein an — wurden Kulturen in feuchtgesättigter

Luft bei verschieden hohem Druck angelegt. Der Cubikinhalt des Recipienten (nach Abzug von Thermometer, Manometer und Wasserschale) betrug rund 3700 cm^3. Um einem Mangel an Sauerstoff vorzubeugen, wurde alle zwölf Stunden Luft eingelassen und auf's Neue evacuirt (31).

Bei 10 mm Quecksilber wächst das Mycel nur kümmerlich, während es sich bei 20 mm Quecksilber zwar gut entwickelt, aber durchaus steril bleibt, auch keine Gemmenbildung zeigt, wie sie sonst an Luftmycelien bei unterdrückter Fructification einzutreten pflegt. Bringt man Kulturen mit schon entwickelten Apothecien unter den gleichen Luftdruck, so sterben sie im Verlauf von 14 Tagen vollständig ab. Bei 40 mm Quecksilber wird die Fruchtkörperbildung nur noch etwas verzögert. Bei 120—140 mm ist wenigstens das Mycelwachsthum eher rascher, als bei normalem Luftdruck.

Wasserdampfgehalt der Luft.

Der Feuchtigkeitsgrad der Luft wurde mit einem Haarhygrometer bestimmt, dass vor jedem Versuch in dampfgesättigter Luft auf 100 % eingestellt worden war (31). Es wurde dann nebst einem Thermometer und der Versuchskultur unter eine grosse Glocke gebracht, welche einer geschliffenen Glasplatte luftdicht aufsass.

Die Kulturen blieben jeweilen drei Tage lang bedeckt, also sicher in feuchtgesättigter Luft, da das Substrat stets sehr feucht war. Dies geschah einerseits, um einer, wenigstens anfangs gefährlichen, Verunreinigung durch Bakterien vorzubeugen, andererseits aber auch, um den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Fruchtkörperbildung möglichst ohne Nebeneffecte zu erhalten. Denn wenn z. B. trockene Luft das Mycel schädigt, so kann die Sterilität desselben einfach von dem mangelhaften vegetativen Wachsthum herrühren. Man ist in diesem Fall also nicht sicher, ob ein gesundes, kräftiges Mycel in trockener Luft nicht doch Fruchtkörper gebildet haben würde.

Nach drei Tagen waren die Mycelien jeweilen 2—3 cm an der Wand des Kulturgefässes emporgestiegen, und es durfte angenommen werden, dass in den nächsten zwölf Stunden die ersten Fruchtkörperanlagen sich zeigen würden.

Nun wurde das Kulturgefäss abgedeckt und die Luftfeuchtigkeit nach Belieben regulirt.

Das Ergebniss war das denkbar einfachste: Fruchtkörper werden nur angelegt, wenn der Wasserdampfgehalt der Luft nicht unter 98 % sinkt. Bei feuchtgesättigter Luft erfolgt die Apothecienbildung am schnellsten; bei 98 % wird sie nicht nur stark verzögert, sondern sie fällt auch merklich geringer aus.

Zwischen 90 und 95 % steigt das Mycel an der Gefässwand nicht mehr empor, sondern es bildet auf dem Substrat einen dichten, röthlichen, wollig-filzigen Ueberzug. Bringt man nun die betreffenden Kulturen in wasserdampfgesättigte Luft, so ist die Entwickelung eine fast abnormal starke, viel üppiger, als sie selbst auf mit Pepton getränktem Brot zu sein pflegt.

Einfluss des Lichtes.

Ebenso unbedingt nothwendig für die Bildung der Fruchtkörper, wie stickstoffreiches Substrat und hoher Wasserdampfgehalt der Luft, ist die Gegenwart des Lichtes.

Aus der grossen Zahl von Versuchen, welche angestellt wurden, um den Einfluss des Lichtes zu ermitteln, mögen nur einige wenige angeführt werden.

Von vier Parallelkulturen wurden zwei bei 24—25° hergestellt, die beiden andern bei gleicher Temperatur in den Dunkelthermostat gebracht. Nach einem Monat gelangten alle vier Kulturen zur Untersuchung: Bei sämmtlichen war das Mycel weit an der Gefässwandung emporgestiegen; Fruchtkörper hatten sich aber nur bei den belichteten entwickelt, und zwar schon seit dem vierten Tag.

Da möglicher Weise die Fruchtkörperbildung im Finstern sehr stark verzögert werden konnte, wurde den sterilen Kulturen abermals des Licht entzogen und erst nach Verfluss eines Monats wieder untersucht. Während dieser Zeit hatten sich an der Wand der Kulturgefässe Conglomerate gebildet, welche jungen Fruchtkörpern täuschend ähnlich sahen. Die mikroskopische Untersuchung stellte aber fest, dass blosse Gemmenhäufchen vorlagen, und nirgends ein Ascogon nachweisbar war.

Nachdem die Kulturen zum dritten Mal während eines Monats dunkel gestellt worden, sodass also seit Beginn des Versuches drei Monate verflossen waren, hatten die Gemmenconglomerate an Grösse zugenommen und bildeten ziemlich ansehnliche Complexe Mit Fruchtkörpern waren sie jetzt kaum mehr zu verwechseln. Initialorgane fehlten vollständig

Eine der Kulturen wurde jetzt in feuchter Kammer dem diffusen Licht ausgesetzt. Dabei bildete das Mycel, welches im Finstern drei Monate lang steril geblieben war, schon im Lauf des zweiten Tages zahlreiche Fruchtkörperanlagen aus.

Nun kam es darauf an, festzustellen, wie weit der Einfluss des Lichtes geht: ob die ganze Entwickelung des Apotheciums, oder nur die Bildung des Initialorganes vom Licht abhängt, und ob die Anlage, wenn einmal entstanden, sich auch im Dunkeln weiterentwickelt

Kulturen mit kräftigen sterilen Mycelien wurden 1—12 Stunden dem Licht ausgesetzt und dann wieder finster gestellt: die Fruchtkörperbildung unterblieb gänzlich. Ein vorübergehender Lichtreiz vermag also nicht die Anlagen hervorzurufen.

Zwei Kulturen, welche während eines Monats dunkel gestanden und dabei ein kräftiges steriles Mycel entwickelt hatten, wurden hell gestellt: in der einen entwickelten sich nach zwei Tagen, in der andern schon nach 31 Stunden, also nach etwa 22 stündiger Belichtung, Initialorgane.

Die Stellen, wo sich Fruchtkörperanlagen vorfanden, wurden am Gefäss markirt, und die Kulturen abermals vom Licht abgeschlossen.

Die nach 14 Tagen bei der einen, nach vier Wochen bei der andern Kultur vorgenommene mikroskopische Untersuchung ergab, dass die jungen Fruchtkörper sich nicht nur nicht weiter entwickelt hatten, sondern sogar zum grössten Theil abgestorben oder in Degeneration begriffen waren. Diese Letzteren erholten sich auch am Licht nicht mehr; hingegen bildete das Mycel in kurzer Zeit an anderen Stellen neue Anlagen aus.

Weitere Versuche ergaben, dass selbst Fruchtkörper, bei welchen schon die Ascusbildung im Gange ist, degeneriren, wenn der Lichtzutritt ständig gehemmt wird.

Dass das Licht auch in den Lebensprocess der des Chlorophylls entbehrenden Pilze eingreift, war schon längst von verschiedenen Seiten hervorgehoben, und ein directer Einfluss des Lichtes auf den Ernteertrag (16), auf Respiration und Transpiration (5, 36), auf Wachsthum und Entwickelung der sporenbildenden Organe nachgewiesen worden. Uns interessirt hier namentlich der letzte Fall.

Nach Holtermann (25) wirkt das Licht bei *Tomentella*-Arten formbestimmend auf die Fruchtkörper ein, indem diese im Dunkeln *Clavaria*-ähnlich, im Licht aber agaricineenartig gestaltet sind.

Für verschiedene *Coprinus*- und *Pilobolus*-Arten hatte Brefeld (8, 9, 10) schon viel früher die directe Abhängigkeit der sporenbildenden Organe vom Lichtzutritt nachgewiesen.

Während aber z. B. bei *Pilobolus microsporus* eine zweistündige Belichtung der Sporangienanlagen hinreicht, um die angefangene Entwickelung im Dunkeln zu vollenden, ist bei *Ascophanus carneus* die gesammte Apothecientwickelung, von der Anlage an, vom Lichtzutritt abhängig. Das Mycel hingegen wird, wie wir später sehen werden, nur unter ganz bestimmten Umständen beeinflusst.



Ascophanus carneus ist also noch lichtempfindlicher, als der ebenfalls von Brefeld (11) untersuchte *Sphaerobolus stellatus*, welcher im Dunkeln zwar vollständig steril bleibt, aber wenigstens die vorgeschritteneren Fruchtkörperanlagen bei Lichtabschluss zur Reife zu bringen vermag: Bei *Ascophanus carneus* hingegen sterben, wie schon erwähnt, sogar weit vorgeschrittene Fruchtkörper im Dunkeln allmählich ab.

Es stand zu erwarten, dass bei so ausgeprägter Abhängigkeit vom Licht auch die Qualität desselben in Betracht kommen würde. Um den Einfluss verschieden stark gebrochener Strahlen zu ermitteln, wurden Kulturen in der üblichen Weise unter doppelwandige Glocken gebracht, welche mit nachstehenden, verschieden absorbirenden Flüssigkeiten gefüllt waren[1]):

Stoff	Concentration	Absorption
Kaliumdichromat	conc.	Blau Violett. Theil von Grün.
Säurefuchsin	0,1 %	Orange. Gelb. Grün. Blau. Violett.
Methylviolett	0,05 %	Orange. Gelb. Grün.
Blaue Tinte[2])	5 %	Roth. Orange. Gelb. Grün.

Wider Erwarten entstanden unter sämmtlichen Glocken die Fruchtkörper in durchaus normaler Weise, ohne dass irgend eine Abweichung von der Regel hätte namhaft gemacht werden können.

Das gleiche Resultat ergaben auch die Versuche unter Chinin oder Aesculin: Der Mangel an ultravioletten Strahlen, der bei Phanerogamen die Blüthenbildung nahezu unmöglich macht (50, 12), hindert die Entwickelung der Ascusfrüchte nicht im geringsten.

Diese völlige Indifferenz gegenüber verschiedenen Lichtqualitäten bei unbedingter Abhängigkeit der Fruchtkörperbildung

1) Die Absorptionsspectren der Lösungen wurden in parallelwandigen Gefässen mit einem Browning'schen Handspectroskop mit Vergleichsprisma vorläufig ermittelt, dann die Flüssigkeiten in die Glocken gefüllt und mit dem Bunsen'schen Spectroskop nachgeprüft, da bekanntlich neben der Concentration auch die Dicke der absorbirenden Schicht sehr in's Gewicht fällt. Die Nachprüfung wurde im Dunkelzimmer bei weissem Auerlicht derart vorgenommen, dass das Collimatorrohr in die Glocke geschoben und diese von Aussen beleuchtet wurde.

2) Statt der üblichen Lösung von Methylen- oder Anilinblau, welche bei gleich tiefer Färbung Roth nicht vollständig absorbirten.

vom Licht schien mir so merkwürdig, dass ich sämmtliche Versuche mit Hell- und Dunkelkulturen während nahezu neun Monaten fortsetzte, aber stets die früheren Ergebnisse bestätigt fand.

Die Unempfindlichkeit den verschiedenen Strahlengattungen gegenüber ist umso auffallender, als die von Brefeld (8, 9, 11) untersuchten, weit weniger vom Licht abhängigen *Coprinus*- und *Pilobolus*-Arten hinter Kaliumdichromat wie im Dunkeln vergeilen.

Ein analoges Verhalten, wie es *Ascophanus carneus* zeigt, ist mir aus dem Gebiet der Pilze nicht bekannt. Wohl aber hat Klebs (29) für verschiedene Chlorophyll-führende Kryptogamen nachgewiesen, dass, wenn überhaupt ein Einfluss auf die Fortpflanzungserscheinungen constatirt werden kann, die Qualität des Lichtes weit weniger in Betracht kommt, als die Intensität.

Das scheint nun auch bei *Ascophanus carneus* der Fall zu sein; denn während es für die Fruchtkörperbildung absolut gleichgiltig ist, welcher Art die zutretenden Lichtstrahlen sind, lässt sich für die erforderliche Intensität eine untere Grenze ziehen. Eine grosse Empfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen besitzt *Ascophanus carneus* entschieden nicht, wie zahlreiche Versuche mich belehrten. Kulturen, welche in der Dunkelkammer in verschiedenen Entfernungen von dem einzigen, schmalen Fenster aufgestellt wurden, bildeten alle zu gleicher Zeit Fruchtkörperanlagen, mit Ausnahme der vordersten, welche etwas länger steril blieb.

Wurden hingegen einige Kulturen in gerader Linie vom Fenster, die andern aber so aufgestellt, dass sie nur das von den Wänden reflectirte Licht erhielten, so konnte bei diesen eine entschiedene Verzögerung constatirt werden. Bei den Kulturen, welche sich abseits im Hintergrund des Zimmers befanden, unterblieb die Fruchtkörperbildung ganz.

Jedenfalls ist schon eine geringe Quantität Licht ausreichend, um die Anlage der Ascusfrüchte zu ermöglichen. Am günstigsten ist nicht zu helles, diffuses Licht; ganz nahe am Fenster wird bereits eine geringe Verzögerung bemerkbar. Strahlendes Sonnenlicht behindert das Mycelwachsthum sehr stark, vermag aber dennoch die Apothecienbildung nicht ganz zu unterdrücken. Eine Kultur, welche täglich acht Stunden lang dem strahlenden Sonnenlicht ausgesetzt wurde, bildete an dem kümmerlichen Mycel im Laufe des sechsten Tages zwei oder drei Fruchtkörperanlagen, während in der kräftig entwickelten Parallelkultur in diffusem Licht die Gefässwandung ganz von Initialorganen bedeckt war.



Um eine schädigende Temperaturerhöhung bei der besonnten Kultur auszuschliessen, war über die feuchte Kammer, in welcher das Kulturgefäss sich befand, ein Trichter gestülpt und die feuchte Kammer in fliessendes Wasser gebracht worden, das fortwährend über die Trichterwandung herunterrieselte. Die mittlere Temperatur betrug bei der besonnten Kultur 22°, bei der Parallelkultur 21,5°. Das geringe Mycelwachsthum und die daraus resultirende spärliche Entwickelung der Fruchtkörper sind demnach ausschliesslich dem schädigenden Einfluss des directen Sonnenlichtes zuzuschreiben.

Wie aus den oben angeführten Versuchen hervorgeht, wird auch das Mycel vom Licht beeinflusst, jedoch nur, wenn dem Pilz festes Substrat zur Verfügung steht. Für Flüssigkeitskulturen ist es absolut gleichgiltig, ob Licht zutritt oder nicht. Sowie aber festes Substrat geboten wird, leidet das Mycel schon merklich bei hellem diffusem Licht und kommt unter der directen Einwirkung der Sonnenstrahlen nur sehr kümmerlich zur Entwickelung. Eine Abänderung der Wachsthumsrichtung findet aber niemels statt, auch nicht bei partieller Belichtung, sodass von Heliotropismus also nicht die Rede sein kann. Unter dem schädigenden Einfluss zu grosser Lichtfülle nimmt das an den Gefässwänden emporsteigende Luftmycel denselben Charakter an, wie in Kulturen, deren Luft nicht den optimalen Wasserdampfgehalt besitzt: die Hyphen legen sich der Gefässwand so dicht wie nur möglich an und bilden niemals abstehende Zweige.

Da nun nach Bonnier und Mangin (5) die Transpiration schon durch diffuses Licht gesteigert wird, so ist die Einschränkung des Mycelwachsthums bei intensiver Belichtung vielleicht dahin zu deuten, dass die Hyphen zu stark transpiriren.

Ein üppiges Gedeihen ist aber nach dem früher Gesagten nur dann möglich, wenn die Transpiration auf ein Minimum herabgesetzt wird.

Zusammenfassung.

Ascophanus carneus bildet Ascusfrüchte nur dann, wenn ihm ein an organischen Stickstoffquellen reiches Substrat zur Verfügung steht.

Unumgänglich erforderlich ist der Zutritt von Licht und eine mit Feuchtigkeit gesättigte Luft.

Die Qualität des Lichtes ist belanglos. Verschiedene Intensitäten veranlassen graduelle Differenzen in Bezug auf die Zahl der Apothecien und auf die Zeit, in welcher sie entstehen.

Die Anregung zur Fruchtkörperbildung liegt in einem mehr oder minder vollständigen, localen Ausschluss von der Ernährungsthätigkeit.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bary, A. de. Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884.
2. — und Woronin. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. II. Reihe. Frankfurt 1866.
3. Benecke, W. Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Botan. 1895. XXVIII.
4. Berthold, G. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
5. Bonnier und Mangin. Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. Ann. sc. nat. 6me sér. T. XVII. 1884.
6. Borzi, A. *Inzengaea*, ein neuer Ascomycet. Jahrb. f. wiss. Botan. XVI. 1885.
7. Boudier. Mémoire sur les Ascobolés. Ann. sc. nat. 5me sér. T. X. 1869.
8. Brefeld, O. Schimmelpilze. Heft 3. *Coprinus*. Leipzig 1877.
9. — —. Schimmelpilze. Heft 4. *Pilobolus*. Leipzig 1881.
10. — —. Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. Leipzig 1889. Heft 8.
11. — —. Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. Münster 1891. Heft 9.
12. Candolle, C. de. Etude de l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Ann. des sciences phys. et nat. Genève 1892. T. XXVIII.
13. Clautriau. Etude chimique du glycogène chez les champignons et les levures. Bruxelles, Hayez. Acad. roy de Bel. Classe des sciences.
14. Crouan frères. Note sur neuf Ascobolus nouveaux. Ann. sc. nat. 4me sér. T. X.
15. Dittrich, G. Zur Entwickelungsgeschichte der Helvellineen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. VIII, 1.
16. Elfving, Fr. Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors 1890. Referat Botan. Zeitung 1891.
17. Errera, L. L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux. Thèse de Bruxelles 1882.
18. — —. Le glycogène chez les Mucorinées. Ac roy. d. Bel. 1882.
19. — —. Sur le glycogène chez les Basidiomycètes. Bruxelles 1882.
20. — —. Le glycogène dans la Levure de bière. 1885.
21. — —. Les réserves hydrocarbonées des Champignons. 1885.
22. — —. Botan. Zeitung 1886, p. 316.
23. Harper. Die Entwickelung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XIII. 1895.
24. Hauptfleisch. Untersuchungen über die Strömungen des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botan. XXIV. 1892.
25. Holtermann, C. Mycologische Untersuchungen aus den Tropen. 1895.
26. Janczewski. Morphologische Untersuchungen über *Ascobolus furfuraceus*. Botan. Zeitung 1871.
27. Kienitz-Gerloff. Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in den Pflanzen. Botan. Zeitung 1891.
28. Klebs, G. Ueber Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biolog. Centralbl. 1881.

29. — —. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biolog. Centralbl. 1893.
30. — —. Ueber die neueren Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Botan. Zeitung 1884.
31. — —. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
32. — —. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Botan. 1898. Bd. XXXII.
33. — —. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. *Saprolegnia mixta*. Jahrb. f. wiss. Botan. 1899. Bd. XXXIII
34. Klöcker und Schiönning. Ueber Durchwachsungen und abnorme Conidienbildung bei *Dematium pullulans*. Centralbl. f Bakteriologie. 1899. Bd. V. No 14.
35. Koch und Hosaeus. Das Verhalten der Hefe gegen Glykogen. Centralbl. f. Bakteriologie. 1898. Bd. XVI.
36. Kolkwitz, R. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Athmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXXIII, 1.
37. Laurent. Etudes biologiques. I. Partie. Recherches physiologiques sur les levures. Ann. soc. belge de micr. 1890. t. XIV.
38. Lindner, P. Ueber Durchwachsungen an Pilzmycelien. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1887.
39. Ostwald. Lehrbuch der allgemeinen Chemie. Leipzig 1881. Stöchiometrie. 4. Cap. Osmose.
40. Overton. Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Thierzelle. Naturforsch. Gesellsch. Zürich 1895.
41. —. Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zellen in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Naturforsch. Gesellsch Zürich 1896.
42. Pfeffer, W. Osmotische Untersuchungen. 1877.
43. — —. Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. Leipzig 1890.
44. — —. Pflanzenphysiologie. Bd. I Leipzig 1897.
45. — —. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Untersuchungen. Bd. II. 1886.
46. Rabenhorst's Kryptogamenflora. III. Abth. Ascomyceten.
47. Richards, H. M Die Beeinflussung des Wachsthums einiger Pilze durch chemische Reize. Jahrb. f. wiss. Botan. 1897.
48. Richter, A. Ueber die Anpassung der Süsswasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora 1892.
49. Rothert, W. Ueber *Sclerotium hydrophilum* Sacc., einen sporenlosen Pilz. Botan. Zeitung. 1892.
50. Sachs, J. Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung. Würzburger Arbeiten. Bd. III.
51. Stange. Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum. Botan. Zeitung 1892.
52. Tulasne. Phénomènes de copulation chez les champignons. Ann sc. nat. 5me sér. T. VI. 1866.
53. Velten, W. Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora 1873.
54. Vries, H. de. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XIV. 1884.

55. — —. Zur plasmolytischen Methodik. Botan. Zeitung 1884.
56. — —. Plasmolytische Studien. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XVI. 1885.
57. — —. Ueber die Bedeutung der Circulation und Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze Botan. Zeitung 1885.
58. Weleminsky, F. Ueber Sporenbildung bei *Dematium pullulans* de Bary. Centralbl. f. Bakteriol. V. 9. 1899.
59. Wieler, A. Beeinflussung des Wachsthums durch veränderte Partiärpressung des Sauerstoffs Tübinger Arbeiten. Bd. I. 1881.
60 Woronin. Entwickelungsgeschichte des *Ascobolus pulcherrimus* Cr. Beitr. zur Morph. u. Phys. d. Pilze. II. Reihe
61. Wortmann. Botan Zeitung 1886, p. 220
62 Zopf, W. Nova Acta 1881. Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. *Chaetomium*.
63. — —. Die Pilze. Breslau 1890.

Die Arbeit von Arthur in den Annals of Botany, Vol. XI, 1897, war mir leider nicht zugänglich.

Figuren-Erklärung.

Taf. VII.

Fig. 1 u. 2. Querwandbildung. Der protoplasmatische Inhalt in der Zeichnung weggelassen. Bei 1500facher Vergrösserung gezeichnet, nachträglich verkleinert.

Fig. 3 535 : 1. *a* vor, *b* nach der Plasmolyse; der Protoplast führt die an der Querwand sitzenden Körnchen zurück.

Fig. 4 730 : 1. Plasmolyse.

Fig. 5. 730 : 1. Durchwachsung. Die Pfeile geben die Stromrichtung an.

Fig. 6. Durchwachsene Gemmenreihe. Die alten Membranen scheidenartig.

Fig. 7. 535 : 1. Gemmen aus einer Deckglaskultur.

Fig. 8. 535 : 1. *a*, *b*, *c* Initialorgane auf verschiedenen Entwickelungsstufen.

Fig. 9. 535 : 1. Initialorgan, von den ersten Fäden umsponnen.

Fig. 10. 535 : 1. Durch die Querwände tretende Vacuolen, welche bei *a*, nicht aber bei *b* eingeschnürt werden. Die Pfeile geben die Stromrichtung an.

Ueber den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze.

Von

Friedrich Czapek.

Mit Tafel VIII.

Obwohl die Frage bezüglich der Localisation der geotropischen Reizaufnahme bei Wurzeln in deren Spitze heute, zwei Decennien nach dem Erscheinen des berühmten Darwin'schen Werkes, eines hervorragenden speciellen Interesses noch immer nicht entbehrt, so stehen wir doch der Sachlage ganz anders gegenüber, als im Beginne der einschlägigen Forschungen. Durch die kritischen und erschöpfenden Untersuchungen, welche Rothert[1]) im Leipziger botanischen Institute ausgeführt hat, ist nunmehr ausser Zweifel gesetzt, dass wenigstens der phototropische Reiz bei einer Reihe von Keimlingsorganen nicht allenthalben in der ganzen Länge des Organes gleichmässig percipirt wird, sondern dass es die Spitzenregion dieser Organe ist, welche vorzugsweise der Reizaufnahme dient. Es giebt also sicher Pflanzenorgane, welche localisirte, gegen bestimmte Reize sensible Regionen besitzen.

Den Anstoss zu dieser Erkenntniss verdanken wir aber Darwin, wenn auch die spätere Kritik manche seiner Versuche für nicht einwandfrei erkannt hat. Noch unvergänglicher erscheint jedoch Darwin's Verdienst, wenn wir bedenken, dass die Arbeiten dieses Forschers zur strengen Unterscheidung von Reizperception und Reizreaction bei pflanzlichen Reizvorgängen geradezu gezwungen haben. Es ist bekannt, dass besonders Darwin's Wurzelversuche lange Zeit hindurch ein Object des lebhaftesten wissenschaftlichen Streites darstellen, und die „Gehirnfunction der Wurzelspitze", ihre geotropische und hydrotropische Sensibilität waren der Gegenstand mancher sachlicher und persönlicher Auseinandersetzung. Seit den

1) W. Rothert. Ueber Heliotropismus. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII, Heft 1 (1894).

Arbeiten Rothert's[1]) kann man wohl auch die Kritik dieser Capitel aus Darwin's „Bewegungsvermögen" für abgeschlossen erachten. Es ist wohl nicht zu zweifeln, dass die beiden Versuche Darwin's mit decapitirten Wurzeln (1. Decapitirung mit nachfolgender fruchtloser geotropischer Reizung; 2. vorherige geotropische Reizung, nachherige Decapitirung und sichtbar werdender Reizerfolg) für sich allein nicht hinreichen, um die Ansicht Darwin's zu begründen. Die Erfolglosigkeit des ersten Versuches kann durch einen traumatischen Effect der Operation bedingt sein, und der zweite Versuch beweist uns nur, dass das Trauma nicht den Reactionsvorgang alterirt, sondern allein den Perceptionsprocess beeinflussen kann.

Gegen diese Beweisführung Rothert's lässt sich nichts einwenden und zahlreiche Versuche und Ueberlegungen belehrten mich von ihrer zwingenden Logik.

Nicht nur völlige Entfernung der Wurzelspitze vermag die Sensibilität aufzuheben. Brunchorst[2]) hatte schon gezeigt, dass Anlegung eines Ringschnittes um die Wurzelspitze gerade so wirkt, wie die Decapitirung. Ich konnte feststellen, dass sowohl eine mediane einfache Längsspaltung der Wurzelspitze mit Erhaltung beider Hälften, als auch Entfernung einer Längshälfte der Spitze bei *Vicia Faba* einen 48 Stunden lang währenden Wundshock mit Hemmung der geotropischen Reizperception hervorruft[3]).

Wird man schon durch diese Thatsachen zur Vorsicht bei der Beurtheilung der Darwin'schen Versuche gemahnt, so lässt sich auch auf andere Weise die Entscheidung der Frage, ob durch die Decapitation Anästhesie durch Wundshock oder durch Wegfall des Perceptionsorgans erzielt wird, nicht herbeiführen.

Ich habe versucht, zur Entscheidung die Dauer der Anästhesie nach Köpfung herbeizuziehen; in jüngster Zeit wurde von Wachtel[4]) der gleiche Versuch gemacht. Dabei ergiebt sich (für *Faba*) in allen Fällen, dass die Empfindungslosigkeit etwa 48 Stunden währt, worauf die Reizbarkeit rasch wieder einsetzt. Der Vegetationskegel

---

1) W. Rothert Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Eine kritische Literaturstudie. Flora 1894. Ergänzungsband p. 179—218.

2) J. Brunchorst. Berichte der deutsch. botan Gesellsch. II (1884), p. 89.

3) F. Czapek. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXII, p. 202 (1898).

4) M. Wachtel. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln. Berichte der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher in Odessa, Bd. XXIII, Heft I (1899), p. 48. In russischer Sprache.

ist aber nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Prantl[1]), mir und Wachtel noch nicht regenerirt, er hat sich erst nach weiteren 24 Stunden gebildet. Daraus kann man nur schliessen, dass das Meristem der Spitze zur Reizperception nicht nöthig ist. Ich versuchte nun weiter zu sehen, ob die Anästhesie nach halbseitiger Spitzenentfernung sich anders verhält. Wäre sie hier von kürzerer Dauer, so würde dies immerhin zu Gunsten der Darwinschen Schlussfolgerung sprechen, dass die Decapitirung durch Entfernung des sensiblen Organs wirke. Es dauert aber nach halbseitiger Spitzenamputation, ja selbst nach blosser Längsspaltung der Spitze die Anästhesie ebenso lange, wie nach völliger Decapitirung, und deshalb ist dieser Versuch gänzlich ungeeignet zur Entscheidung unserer Streitfrage.

Ich habe ferner beobachtet, dass bei vorhergehender geotropischer Reizung und nachfolgender Decapitirung kein Nachwirkungserfolg auftritt, sobald die Reizdauer das normaler Weise zur Erzeugung der Reaction nothwendige Minimum (die Präsentationszeit) nicht überschreitet. Erst bei ca. 5 Minuten länger dauernder Reizung ist hier ein Nachwirkungserfolg sichtbar. Dieser Versuch ist vom Standpunkt der Gegner Darwin's vielleicht am schwersten zu beurtheilen, als alle andern. Von einer Sensibilitätshemmung durch das Trauma ist hier natürlich nicht die Rede, und eine Reactionshemmung durch das Trauma ist anderswo früher nicht an Wurzeln beobachtet worden. Doch kann man selbst diesen Versuch durch die Annahme entkräften, dass auch die Reaction, wenigstens in ihren Anfangsstadien, traumatisch geschädigt werden kann.

Diejenigen, welche die Deutung Darwin's verfechten, können wiederum nicht ohne Recht hinweisen auf das merkwürdige Zusammentreffen der anästhesirenden Wirkung des Trauma (welche unbedingt zugegeben werden muss) und der in manchen Fällen sichergestellten Localisation der Sensibilität in der Spitze. Sprosse ohne localisirte geotropische Sensibilität sind hochgradig unempfindlich gegen Verwundung und reagiren oft noch zerstückelt geotropisch. Graskeimlinge, die nach Rothert sicher in der Spitze bedeutend stärker phototropisch sensibel sind als in dem mittleren Theile, werden durch Köpfung gegen Lichtreiz temporär völlig

1) K. Prantl. Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg. I. Bd. p. 550 (1874).

unempfindlich, was hier umso mehr auffällt, als phototropische Sensibilität in geringerem Grade auch den intact erhaltenen Theilen der Keimscheide eigen ist. Dieselbe Empfindlichkeit gegen Verwundung findet sich aber auch bei den Wurzeln, deren Spitzensensibilität noch zweifelhaft bleibt.

Ich halte im Einklange mit Rothert in Consequenz aller dieser Erwägungen die Decapitirungsversuche nicht für geeignet, die Wurzelspitzenfrage zu lösen, und kann a priori zur Entscheidung nur jene Versuche als zulässig erklären, welche eine Verletzung der Spitze mit ihren störenden Folgen vollständig umgehen.

Für den Hydrotropismus der Wurzeln verfügen wir bereits seit längerer Zeit über unanfechtbare Versuche ohne Verletzung der Wurzel, welche beweisen, dass die hydrotropische Sensibilität in der Wurzelspitze am stärksten sein muss. Nachdem Molisch[1]) zuerst gezeigt hatte, dass Wurzeln, welche ihre ganze wachsende Region in nasses Papier eingehüllt hatten und nur die Spitze frei behielten, sich gerade so gegen eine nasse Fläche hydrotropisch krümmen, als ob sie keine nasse Einhüllung hätten, ist der vollständige Beweis von Pfeffer durch entsprechende Gegenversuche erbracht worden, wobei sich ergab, dass nach nasser Einhüllung der Spitze die Wurzel auf den hydrotropischen Reiz nicht mehr reagirt. Diese Versuche, welche von Pfeffer selbst und einer Reihe seiner Schüler, darunter auch von mir, ausgeführt worden sind, wurden von ihrem Autor nicht publicirt, finden sich jedoch in Rothert's Arbeit über die Sensibilität der Wurzelspitze erwähnt[2]). Im Hinblick auf die von Rothert geäusserten Bedenken setze ich hinzu, dass der Versuch einwandfrei ist. Das durch einen Baumwolldocht nass erhaltene Papierkäppchen von richtiger Grösse lässt sich leicht und ohne Druck auf der Wurzelspitze befestigen, hüllt nur die Spitze ein, und fällt nicht ab, wenn man es spitzconisch geformt hat.

Dass wirklich nur die Gegenwart des nassen Käppchens die hydrotropische Krümmung ausschaltet, ergiebt sich aus dem Wiedereintreten der hydrotropischen Reaction nach Entfernung des Käppchens.

Der Phototropismus ist bei Wurzeln von Kohl[3]) durch neuere Versuche geprüft worden. Es sei schliesslich auch auf meine Ver-

---

1) H. Molisch. Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math. nat. Cl. Bd. 88, I. Abth., p. 925.

2) l. c., p. 212.

3) F. G. Kohl. Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894, p. 26.

suche an Seitenwurzeln hingewiesen, welche die Umstimmung ihres Geotropismus durch Licht nicht zeigen, wenn man ihnen ein Stanniolkäppchen aufgesetzt hat[1]).

Für den Geotropismus der Wurzeln endlich ist von mir 1894 der erste Versuch unternommen worden, die Spitzensensibilität unter Vermeidung einer Verletzung zu demonstriren[2]). Das Princip der Methode war, die Wurzeln durch Einwachsenlassen in rechtwinklig gebogene Röhrchen zu Präparaten zu gestalten, welche durch rechtwinklige Stellung von Spitze und Wachsthumszone gesonderte geotropische Reizung beider Regionen gestatten. Ich fand, dass nur dann geotropischer Reizerfolg erzielt wird, wenn die Wurzelspitze aus der normalen verticalen Richtung gebracht wurde. Die Orientirung der Wachsthumsregion ist ohne Einfluss auf Eintreten oder Ausbleiben eines geotropischen Reizerfolges.

So erfolgt in jenen Fällen, in denen die rechtwinklig abgebogene Spitze vertical abwärts sieht, während die Wachsthumszone horizontal liegt, keine Krümmung, sondern die Wurzel wächst eine Zeit lang horizontal weiter. In jenen Versuchen aber, in denen die Wachsthumszone sich in ihrer normalen Verticallage befindet, während die abgelenkte Wurzelspitze horizontal gerichtet ist, tritt eine geotropische Krümmung ein.

Damit schien mir endgiltig und einwandfrei bewiesen, dass die Spitze allein Sitz der geotropischen Reizperception bei Wurzeln ist.

Ich selbst habe zu Vorlesungszwecken die letzten fünf Jahre hindurch diese Versuche vielfach wiederholt, auch modificirt, und stets den gleichen Effect gesehen. Auch wurde mir von Seiten mehrerer Collegen die mündliche Mittheilung gemacht, dass von ihnen der Versuch mit Erfolg wiederholt wurde. In der Literatur war jedoch bis 1899 keine Mittheilung vorhanden, welche meine Resultate bestätigt oder widerlegt hätte.

Im verflossenen Jahre aber erschien eine in russischer Sprache abgefasste Dissertation von M. Wachtel „Zur Frage vom Geotropismus der Wurzeln“[3]), welche sich sehr ausführlich und ganz

1) F. Czapek. Sitzber. d. Wiener Akad. Math. nat. Cl., Bd. 104, I. Abth. October 1895, p. 1246 (p. 50 d. Separatabdr.).

2) W. Pfeffer. Ueber geotropische Sensibilität der Wurzelspitze nach von Dr. Czapek im Leipziger botanischen Institute angestellten Untersuchungen. Berichte der math.-phys. Classe d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. Sitzung v. 2. Juli 1894. — F. Czapek. Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan Bd. XXVII (1895), p. 255 ff.

3) Berichte d. neuruss. Gesellsch. d. Naturf. in Odessa, Bd. XXIII, H. 1 (1999).

besonders mit meiner Methode zum Nachweise der geotropischen Spitzensensibilität beschäftigt, und zum Resultate gelangte, dass es dem Verfasser nicht möglich sei, sich meinen Anschauungen anzuschliessen und meine Beweise für die Localisation der Reizaufnahme auf die Wurzelspitze als giltig anzuerkennen.

Diese Arbeit ist auch der Anlass zu meiner vorliegenden Mittheilung. Dem der russischen Sprache unkundigen botanischen Publikum ist die Abhandlung Wachtel's nur ihrem wesentlichen Inhalt nach durch ein Referat Rothert's in der Botanischen Zeitung[1]) zugänglich geworden. Da nun Wachtel zu vollständig abweichenden Ergebnissen kommt, und sich die Differenz zwischen seinen und meinen Beobachtungen auf keinerlei Weise erklären kann, und aus dem erwähnten Referate ebenfalls unmöglich ersehen werden kann, worauf die Divergenzen beruhen könnten, so sehe ich mich genöthigt, ausführlicher als es sonst üblich ist, die Arbeit Wachtel's zu citiren und zwar nach einer genauen Uebersetzung, welche ich mir von der russischen Arbeit anfertigen liess[2]).

Ich will vorausschicken, dass die Arbeit Wachtel's sich durch sehr getreue Wiedergabe der zu Grunde liegenden Beobachtungen, sowie durch Umsicht in der Beurtheilung derselben auszeichnet. So war es mir möglich, sehr bald die Ursache der Verschiedenheit unserer Resultate zu eruiren, was im Interesse der Wissenschaft in hohem Grade gelegen war.

Bezüglich der von mir gewonnenen Resultate kann ich auf das oben kurz Dargelegte verweisen und betreffs der ausführlichen Begründung auf die citirte Arbeit in diesen Jahrbüchern. Wachtel sah nun weder das eigenthümliche Verhalten der Käppchenwurzeln, welche sich stets so krümmen, dass die abgelenkte Spitze sich vertical abwärts richtet, noch das geradlinige Weiterwachsen in horizontaler Richtung, sobald man die Spitze vertical abwärts, die wachsende Zone aber horizontal orientirte. Er giebt vielmehr an, dass sich die Wurzeln stets im Sinne der durch das Käppchen ertheilten Biegung oberhalb des Käppchens krümmen, in welche Lage immer sie gebracht werden, und vor dem Abstreifen des Käppchens niemals geotropisch reagiren. Aus diesem Grunde, und

1) Botan. Zeitung 1899. II. Abth., No. 15, Sp. 227.

2) Der Verfasser hatte mir im October 1899 in liebenswürdiger Bereitwilligkeit eine eigenhändige Correctur der Uebersetzung in Aussicht gestellt. Leider ist Wachtel im März 1900 vom Tode ereilt worden, und kam in Folge seiner Krankheit nicht mehr dazu, seine Absicht zu verwirklichen.

auch deswegen, weil sich auf dem Klinostaten an den Wurzeln die gleiche Krümmung zeigt, muss nach Wachtel das Glaskäppchen für die Krümmung verantwortlich gemacht werden. Ich habe nun im Nachfolgenden zu zeigen, dass unter bestimmten Voraussetzungen Wachtel's Krümmungen thatsächlich existiren, dass ferner an diesem Verhalten eine eigenthümliche, durch den Modus der Verfertigung bedingte Wirkung der Käppchen betheiligt ist; dass endlich aber unter Einhaltung anderer Versuchsbedingungen Wachtel's Wurzelkrümmung nie auftritt, sondern stets jene Erscheinungen zu beobachten sind, aus welchen ich 1894 zuerst die Function der Wurzelspitze bei der geotropischen Reizkrümmung erschloss. Zum Schlusse will ich noch eine Modification meines Versuches beschreiben, welche gleichfalls zu demselben Resultate führt und in mancher Hinsicht Vortheile darbietet.

I. Abschnitt.

Die Versuche Wachtel's.

1. Herstellung der Glaskäppchen.

Im 4. Capitel seiner Arbeit, p. 11 des russischen Textes, berichtet der Verfasser über die von ihm angewendete Methode zur Herstellung der Glaskäppchen. Ich lasse seine Angaben wegen der grossen Wichtigkeit jeder Einzelheit in wörtlicher Uebersetzung folgen[1]).

Er sagt: „Als das Wesentliche bei der Ausführung dieser Methode erweist sich die Anfertigung passender Glaskäppchen.

„Wenn man den Angaben Czapek's folgen soll, so ist es sehr schwer, passende Käppchen zu erhalten. Ich will hier die Handgriffe anführen, welche ich anwendete. Diejenigen, welche sich mit der Wiederholung dieser Versuche befassen wollen, können, falls sie es nöthig haben, meine Angaben benützen, und ausserordentlichen Zeitverlust vermeiden. Wenn zur Bereitung der Capillare eine dickwandige Röhre aus leicht schmelzbarem Glas genommen wird, so muss man zuerst das eine Ende der Röhre ausziehen und zuschmelzen; dann wird in einer ziemlich breiten Flamme des zum Zuschmelzen dienenden Gasbrenners ein Theil

1) Nach Mittheilung meines Uebersetzers ist das Original nicht frei von stilistischen Härten, die in der wörtlichen Uebertragung oft nicht gut beseitigt werden können.

des Rohres 3 cm weit gleichmässig im ganzen Umkreise so lange erwärmt, bis das Glas sich an dieser Stelle leicht ausblasen lässt. Nachdem das Rohr aus der Flamme herausgenommen wurde, fährt man fort, zu drehen und bläst während des Drehens die erweichte Stelle vorsichtig auf; dann dreht man nicht mehr und zieht den aufgeblasenen Theil in die Capillare aus. Vom Grade des Ausblasens und der Länge des Ausziehens hängt der Durchmesser und die Wanddicke ab.

„Aus einer dünnwandigen Röhre grossen Diameters kann man bei einiger Geschicklichkeit ohne vorheriges Zuschmelzen und Aufblasen entsprechende Capillaren erhalten. Für die weitere Bearbeitung dieser Capillaren ist es absolut nothwendig, die kleine schmale Flamme der Spirituslampe zu benützen. Eine Capillare von 4—5 Werschok[1]) Länge wird mit einem Ende in die Flamme der Spirituslampe eingeführt, das andere Ende hält man im Munde und senkt es etwas stärker als das Ende, welches sich in der Flamme befindet.

„Man lässt das Ende des Röhrchens hermetisch verschmelzen, dann, wenn es genügend weich ist, sodass es anfängt, sich abwärts zu biegen, zieht man es mittelst eines kleinen gläsernen Stäbchens unverzüglich im rechten Winkel nach unten, aber unter stetem mässigen Blasen in die Röhre; von dem gebogenenen Ende behält man 1,5—2 mm, von der Stelle der Krümmung an gerechnet, und entfernt das Uebrige, indem man es mit dem gläsernen Stäbchen in der Flamme in die Länge zieht. Durch wiederholtes Erwärmen und entsprechendes Aufblasen kann man die Mängel des zurückgebogenen Endes corrigiren. Durch einen regelmässigen ringförmigen Einschnitt des Messers wird von der Capillare für den zweiten Arm des Käppchens 1,5—2 mm übrig gelassen, und die Ränder werden vorsichtig durch Schmelzen geglättet. Die meisten von mir auf diese Weise erhaltenen Käppchen waren viel leichter als Czapek's Käppchen. Anstatt 30 mgr hatten sie durchschnittlich nur 8—10 mgr."

2. Einwachsen der Wurzeln in die Käppchen.

Hier berichtet Wachtel über einige methodische Aenderungen gegenüber meinen Angaben. Er äussert sich p. 13 seiner Arbeit, wie folgt:

1) 1 Werschok = 1/16 eines Arschin (0,711 m) = 4,4 cm.

„Unbequem schien mir auch die von Czapek beschriebene Art der Lage der Keimwurzeln und der Käppchen auf zwei verschiedenen Korken. Wenn auf dem ersten Korke die Keimlinge in der bekannten Ordnung befestigt sind, so wird es ziemlich schwer, die Käppchen auf dem zweiten Korke gerade mit der Berechnung zu befestigen, dass die Enden aller Wurzeln genau gegenüber den Oeffnungen der ihnen entsprechenden Käppchen zu stehen kommen. Bei einer grösseren Zahl von Objecten wird die Sache noch schwieriger. Wenn eine der Wurzeln schneller als die anderen bis zum Ende des Käppchens eingewachsen ist, so muss zur Befreiung des fertigen Präparates mit allen übrigen gerührt werden; unterdessen unterscheidet sich das Wachsthum der Wurzeln gleicher Keimlinge binnen 8—10 Stunden in den meisten Fällen in der Grenze von 1 mm. Um diese Unbequemlichkeit zu vermeiden, befestigte ich Keimlinge und Käppchen auf demselben Korke. An diesen Kork wurden an passenden Stellen die Käppchen angeklebt, und in entsprechenden Entfernungen von den Käppchen wurden Stecknadeln in den Kork eingesteckt, welche auf die Weise durch die Keimlappen durchgezogen waren, dass das Ende der Wurzel fast bis zur Stelle der Biegung in das Käppchen eintrat. Von dem Korke kann man einzelne Präparate entfernen, ohne die anderen zu stören.

„Mit dem Korke sammt den auf ihm befestigten Präparaten wird ein Glascylinder derart verschlossen, dass die Präparate darin sichtbar sind. Die Luft im Cylinder wird mit Wasserdampf gesättigt.

„Czapek erwähnt nichts davon, ob er zu irgend welchen Mitteln Zuflucht nahm, um die Wurzeln zu zwingen, in den anderen Arm des Käppchens hineinzuwachsen, ohne auf der ganzen Länge der Wurzel über dem Käppchen Krümmungen zu bilden.

„Ich, wenigstens in meinen Anfangsversuchen, musste mit einem ungünstigen Umstande rechnen, welchem auch Czapek begegnen musste, weil ich mit denselben Objecten, wie er, experimentirt hatte: als sich das Ende der Wurzel in Folge des Wachsthums gegen den Boden des Käppchens stemmte, wuchs das Ende bei dem weiteren Wachsen nicht in den zweiten Arm hinein, sondern es entstanden anstatt dessen Krümmungen in höher liegenden Theilen. Diese Krümmungen entstanden in Folge der Verlängerung der Wurzel, welche zu biegsam ist, um sich bei dem Widerstande des Käppchenbodens nicht zu biegen. Die Unvermeidlichkeit dieser

Erscheinung ist leicht zu verstehen: Die Zone des stärksten Zuwachses der Wurzel, welche sich bei Anfang des Versuches ausserhalb des Käppchens befindet, verlängert sich um 3 mm. Bei weiterem Wachsen muss die Wurzel entweder anfangen sich zu krümmen, um in den anderen Arm einzutreten, oder muss sich auf irgend eine Seite in den stark wachsenden freien, sich ausserhalb des Käppchens befindlichen Theilen herausbiegen, woselbst sie keinen Hindernissen begegnet. Ein solches Ausbiegen bei dem Stützen des Wurzelendes gegen den Bodens des Käppchens ist unvermeidlich bei dem Einwachsen der Wurzel; anders hätten alle Präparate Czapek's, welche bis zum Ende des Käppchens ausgewachsen waren, nicht weiter wachsen können. Das Hinderniss, welches der Boden des Käppchens bildet, kann man bedeutend vermindern, und der Wurzel die Möglichkeit geben, auf dem Boden in den anderen Arm hineinzugleiten, ohne in den höher liegenden Theilen auszuweichen, wenn man die Käppchen nicht rechtwinklig, sondern stumpfwinklig macht, damit der Boden des Käppchens mit der vertical eingesetzten Wurzel einen sehr stumpfen Winkel bildet, aber dann biegt sie sich viel mehr, als $1^1/_2$—2 mm und man bekommt ein anderes Präparat, als jenes, von welchem Czapek spricht.

„Um diese Krümmungen der Wurzel in den über dem Käppchen liegenden Theilen zu verhindern, befestigte ich in meinen Versuchen an den Kork mit den Käppchen, längs der Wurzel, im rechten Winkel mit dem Korke, einen Korkstreifen, in welchem der Länge nach kleine Rinnen gemacht waren, welche in ihren Dimensionen den Wurzeln entsprachen. Das Käppchen wurde gerade im unteren Ende des Grundes der Rinne befestigt, und die Wurzel ruhte ihrer ganzen Länge nach in der Rinne selbst; ihr Ende befand sich im Käppchen.

„Einige Versuche zeigten, dass das Wachsen der Wurzel in solchen Korkrinnen weder den gewöhnlichen Charakter des Wachsens, noch die geotropischen Eigenschaften der Wurzel ändert.

„Durch solche Einrichtungen bekam ich brauchbare Präparate: die Enden der Wurzeln wuchsen in den anderen Arm des Käppchens ein. Was die Zeit betrifft, welche nöthig ist, um das fertige Präparat zu erhalten, so sind mir die Angaben Czapek's auch nicht recht verständlich. In seinen Versuchen bei 18—19° C. brauchte man 8—10 Stunden dazu, damit die Wurzel bis zum Ende des zweiten Armes wachse, d. h. damit sich die Wurzel auf

$1^1/_2$—2 mm verlängere; aber das Anwachsen auf $1^1/_2$—2 mm binnen 8—10 Stunden, was ungefähr gleichkommt 5—6 mm in 24 Stunden, bei 18—19° C. ist nicht normal. Einestheils, nehmen wir an, kann man diese sichtliche Abnormität dadurch erklären, dass die Wurzel in der That nicht auf 1,5—2 mm, sondern auf etwas mehr anwächst; die Länge des sich im Käppchen befindlichen Theiles ist an der herausgebogenen Seite grösser als die Länge der eingebogenen Seite; die eingebogene Seite war während des Wachsens gewiss zusammengedrückt, und hätte sich unter normalen Bedingungen sicher um ebensoviel verlängert als die herausgebogene, so dass man die Verlängerung im Ganzen nicht auf $1^1/_2$—2 mm, sondern auf ungefähr 3 mm berechnen kann; aber sogar in diesem Falle erweist sich der 24stündige Zuwachs als unbedeutend. Ich weiss nicht, wodurch man diese Hemmung des Wachsthums in den Versuchen Czapek's erklären könnte, aber solche Präparate wurden in meinen Versuchen binnen $4^1/_2$—$6^1/_2$ Stunden hergestellt.

„Binnen dieser Zeit wuchs die Wurzel bis zum Ende des Käppchens, indem sie die verlangte Krümmung bildete. Aber auch in meinen Versuchen ist die Geschwindigkeit des Wachsthums etwas verzögert. Offenbar erscheint die Nothwendigkeit, sich während des Wachsens zu krümmen, an und für sich als die Ursache, welche das Wachsthum verzögert. Aus den von mir gesammelten Beobachtungen ersah ich, dass solche Wurzeln mit gekrümmten Enden, vom Käppchen befreit, später bedeutend rascher wachsen, als während der Krümmung des Endes der Wurzel.

„Czapek macht darauf aufmerksam, dass die Maasse des Käppchens keineswegs zu klein für die Wurzel sein sollen, dass die Enden der Wurzeln in den Käppchen frei sein sollen, obgleich nicht zu frei, da gekrümmte Enden in zu locker sitzenden Käppchen leicht gerade werden.

„Was die Folgen anbelangt, welche durch die Käppchen, welche zu fest an den Wurzeln sitzen, hervorgerufen werden, so kann man nicht ganz mit den Behauptungen Czapek's übereinstimmen. Das Nutiren wird freilich hervorgerufen, aber die zwei anderen Erscheinungen: 1. die Verschiebung der Wachsthumszone, und 2. das Absterben der Spitze, hatte ich nicht Gelegenheit, zu beobachten.

„Was die Verschiebung der Lage des Wachsthumsmaximums anbelangt, so beruft sich Czapek auf die Aussagen Pfeffer's[1]),

1) W. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, p. 355 (1893).

sodass offenbar solche Veränderungen von Czapek nur a priori vorausgesetzt, aber nicht von ihm beobachtet wurden, weil Pfeffer selbst in seinen Controllversuchen[1]) fand, dass eine solche Verschiebung nicht vorkommt, und ihn zu jenem unrichtigen Schlusse der Umstand führte, dass die Tusche, welche in Strichen auf den Wurzeln aufgetragen war, die in dichter Gelatine steckten, auf der Gelatine haften blieb, anstatt auf der Wurzel zu bleiben.

„Dann: die Wurzelspitzen in engen Käppchen starben in den meisten Fällen nicht ab; in den von mir zu diesem Zwecke gemachten Versuchen haben die engen Käppchen die Wurzelspitze deformirt, machten sie dünner im Vergleiche zu dem Theile, welcher unmittelbar über dem Käppchen folgt; aber solche Wurzeln fahren in den meisten Fällen fort zu wachsen, wobei das Endchen so dünn wird, dass das Käppchen sich lockert, die Wurzel wird nach und nach gerade und entfernt dadurch das Käppchen."

Ich lasse die weiteren Erörterungen der Folgen zu enger Käppchen aus. Im Folgenden sagt Wachtel weiter:

„Um mit der Analyse der von Czapek angewendeten Art der Herstellung der Präparate zu endigen, halte ich mich noch bei der von ihm angegebenen Nothwendigkeit auf, die in die Käppchen einwachsenden Präparate in Drehung auf dem Klinostaten zu versetzen, zum Zwecke der Beseitigung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft auf die wachsende Wurzel.

„Das Drehen auf dem Klinostaten kann der Sache freilich nicht schaden, aber dieses Drehen scheint mir überflüssig für jene weiteren Versuche Czapek's, in welchen die abgelenkte Spitze bei ihrer horizontalen Orientirung die geotropische Reizung percipiren muss, um sie den höher liegenden Theilen zu übermitteln. Wenn das Ende der vertical gestellten Wurzel in das Käppchen hineinwächst, und die tiefer liegenden Theile aus der verticalen in die horizontale Lage übergehen, so werden der einseitigen Wirkung der Schwerkraft nur jene Theile der Wurzelspitze allmählich ausgesetzt, welche in die horizontale Lage übergehen; wenn bis zum Ende der Bildung des Präparates sein sich im horizontalen Arme befindliches Ende schon Zeit hatte, sich geotropisch zu induciren, so muss dieser Umstand nur das Resultat des nachfolgenden Versuches beschleunigen, und es muss jene Czapek'sche Krümmung in dem verticalen Theile schneller hervorgerufen werden, welche

1) Pfeffer. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXVII, p. 481 (1895).

in den Czapek'schen Versuchen zeigt, dass die geotropisch abnorme Lage der Wurzelspitze die Krümmung des geotropisch normal orientirten Theiles der Zuwachsregion hervorruft."

3. Kritische Bemerkungen Wachtel's zu meinen Versuchen.

Nachdem im 5. Capitel der Arbeit über meine Käppchenversuche ausführlich referirt wurde, wendet sich der Verfasser im darauffolgenden Capitel (p. 23) zu einer kritischen Zergliederung meiner Angaben. Zunächst hält er es für unbegründet, dass ich es als nothwendig erachte, die Käppchen auf den Präparaten zu lassen, weil nach Entfernung der Käppchen die Krümmung verschwinde. Wachtel citirt hierzu aus meiner Arbeit die Angabe: „. . . sieht man binnen Tagesfrist einen Ausgleich der künstlich hervorgerufenen Krümmung zu Stande kommen" (l. c., p. 258): dann die Stelle: „Die Dauer, binnen welcher die geotropischen Krümmungsvorgänge an Käppchenwurzeln nach Beginn der Induction ins Leben treten, unterscheidet sich in keiner Weise von der an normalen Wurzeln zum Eintritte geotropischer Reaction erforderlichen Zeit" (l. c., p. 261); und ausserdem: „Nach einigen Stunden entsteht eine Reizkrümmung" (l. c., p. 259). Er findet, dass die geotropische Krümmung, wie aus dem Gesagten hervorgeht, viel früher sichtbar wird als der Ausgleich der durch das Käppchen bewirkten Biegung erfolgt, und dass es „unbegreiflich erscheint, weshalb Czapek die Anwendung der von den Käppchen befreiten gebogenen Wurzeln für seine Versuche als unmöglich ansieht."

Hierzu bemerke ich nur, dass ein Widerspruch in meinen Angaben nicht besteht. Es ist zwar richtig, dass die geotropische Krümmung an den vertical orientirten Präparaten viel früher auftritt, als sich der Ausgleich der Käppchenbiegung vollstreckt. Würde man jedoch das Käppchen beseitigen, so müsste die im Spitzentheil einsetzende geotropische Krümmung zunächst die Wurzel bajonettförmig gestalten, sodann die Käppchenbiegung im Vereine mit dem Autotropismus auszugleichen suchen, — kurz eine vollständig von den angestrebten Verhältnissen differente Sachlage schaffen. Wachtel's Einwendung hätte nur dann einen Sinn, wenn die geotropische Krümmung auch in ihrem Beginne auf die Theile oberhalb der Biegung des Präparates beschränkt wäre. Es ist

demnach absolut nöthig, zur Erzielung der von mir gewünschten Resultate die Käppchen auf den Wurzeln zu lassen.

Wachtel sagt ferner p. 24—25 weiter:

„Unbegreiflich erscheint mir unter anderem der Unterschied in dem Krümmungsausgleich der gebogenen Keimwurzeln, je nach ihrer verschiedenen Lage: 1. bei verticaler Lage des Präparates ohne Käppchen richtet sich die Wurzel gerade, ohne Zeit zu haben, wie man voraussetzen dürfte, den Reiz der darüber liegenden Region mitzutheilen, und 2. bei horizontaler Lage des Präparates richtet sich die Spitze nicht gerade, und das Präparat bewahrt seine Form während 1—2 Tagen. Was könnte im zweiten Falle die gebogene Spitze hindern, sich ebenso schnell gerade zu strecken, wie im ersten Falle? Da sich die zweite Lage von der ersten nur durch die normale Richtung der Spitze unterscheidet, so ist nur in diesem Umstande die Ursache der erwähnten Differenz zu suchen, wenn man sich an die Angaben Czapek's, an die von Czapek angeführten Unterschiede in dem Krümmungsausgleiche hält. Daraus folgt unvermeidlich der Schluss, dass, wenn im ersten Falle das Streben der Eigenrichtung seitens der geotropischen Eigenschaften der Wurzel keinen Hindernissen begegnet (und vielleicht wird es von ihrer Seite noch unterstützt), im zweiten Falle die Lage des geotropischen Gleichgewichtes der Wurzelspitze die Geradestreckung verzögert; diese Krümmung ist gleichsam fixirt von der Lage der Spitze, welche um der Eigenrichtung zu folgen, ihre normale geotropische Lage in eine abnorme abändern müsste, was sie auch in der Folge nicht macht, weil mittlerweile die Wachsthumsregion Zeit hatte, aus der horizontalen in die verticale Lage überzugehen.

„Ich führte diese Betrachtungen deshalb an, um zu zeigen, dass man — sogar übereinstimmend mit den Angaben Czapek's — den Anfang der Bildung der geotropischen Krümmung nicht im Theile des stärksten Zuwachses erwarten darf, und dass die Lage der abgebogenen Spitze schon an sich selbst den Anfang einer solchen geotropischen Gleichgewichtstellung darstellt, welche die Wurzelspitze hindert, sich gerade zu strecken und die horizontale Lage einzunehmen.

„Aber andererseits ist, wie wir scheint, das Streben der Eigenrichtung so sehr stark, dass ungeachtet der normalen Lage der Spitze sich dieselbe doch gerade strecken und die horizontale Lage annehmen könnte; es müssten sich die Eigenrichtung und die neue

geotropische Krümmung combiniren und im Resultate eine wellenartige S-förmige Linie geben."

Wachtel ist vollkommen im Rechte, wenn er, wie aus dem Gesagten hervorgeht, dem Geotropismus einen Antheil an dem eigenthümlichen Benehmen von Käppchenwurzeln beimisst, die horizontal mit abwärtsgekehrter Spitze aufgestellt wurden. Wenn diese Präparate (mit oder ohne Käppchen) eine gewisse Zeit hindurch ihre Form behalten, so ist, im Einklange mit dem früher Hervorgehobenen, die Betheiligung der Spitze an dem Beginne der geotropischen Krümmung im Spiele. Auch die im letzten Absatze des vorstehenden Citates erwähnte Möglichkeit, dass der Autotropismus sich an diesen Wurzeln äussern könne, fand ich in meinen Versuchen bisweilen realisirt.

Es ist überhaupt an dem Verhalten dieser horizontalgestellten Käppchenwurzeln der Geotropismus, wie auch Wachtel vermuthet, trotz des Ausbleibens einer Krümmung oberhalb des Käppchens stark betheiligt.

„Aber", sagt Wachtel weiter, „welche Schlüsse immer ich aus diesen Versuchsergebnissen ziehe, sie bezögen sich stets auf die Versuche Czapek's; bei mir ergab ihre Wiederholung ganz andere Resultate, wie es in ihrer Beschreibung im nächsten Capitel ersichtlich sein wird."

Mit dem abweichenden Resultate seiner Nachuntersuchung hängt wohl auch die Skepsis Wachtels zusammen, welche er meinen Angaben über das Verhalten horizontal gestellter Käppchenwurzeln entgegenbringt, wenn deren Spitze aufwärts oder seitlich gerichtet ist.

Wachtel rügt endlich noch die geringe Zahl von Abbildungen, die meiner Arbeit beigegeben waren, das Fehlen von Zeichnungen, die sich auf verschiedene Versuchsstadien an einem und demselben Präparate beziehen, und hält sich schliesslich bei meiner Fig. 2 auf, bei welcher ihm die grosse Distanz zwischen der geotropischen Krümmung und der Spitze auffällt: „Die geotropische Krümmung fängt doch nicht so weit von der Spitze an" (p. 29).

Dies ist allerdings richtig, doch handelt es sich nicht um den Beginn der Krümmung, sondern um ein Endresultat, welches durch meine Fig. 2 wiedergegeben wurde. Die geotropische Krümmung hat wie normal in der Wurzelspitze begonnen und ist, wie es sonst geschieht, im Laufe der Zeit weiter aufwärts gerückt, so dass (c. 12 Stunden nach Versuchsbeginn) das Krümmungs-

maximum 9—10 mm von der Spitze entfernt lag. Es ist ja bekannt, dass die Stelle des Maximums der geotropischen Krümmung, der Ort des kleinsten Krümmungsradius, eine wechselnde Lage besitzt, und die von mir citirte Angabe von Sachs'[1]), dass die geotropische Krümmung ihren Sitz im 2. und 3. Millimeter von der Spitze aus gerechnet, habe, bezieht sich nur auf ein bestimmtes Stadium der normalen geotropischen Krümmung, nämlich auf die eben vollendete Abwärtsrichtung der Spitze.

Eine andere Auffassung begiebt sich eben nur wieder auf den Boden der von Sachs berichtigten älteren Anschauung, dass sich nur eine bestimmte Zone der Wurzel geotropisch krümme, während die übrigen wachsenden Theile gerade bleiben.

Wir haben deshalb durchaus keine Nothwendigkeit vor uns, mit Wachtel die Frage aufzuwerfen, ob „die Stelle der geotropischen Krümmung von den Endtheilen auf die entfernteren Theile der Wurzel versetzt werden kann“, was Wachtel sogar experimentell zu widerlegen versucht hat. Noch weniger beweist aber der negative Ausfall solcher Versuche, dass die Krümmung an meinen Präparaten keine geotropische gewesen sei.

4. Wachtels eigene Versuche mit Käppchenwurzeln.

Wachtel hebt zu Beginn seines Berichtes sofort hervor, dass seine Versuche in ihren Resultaten meinen Versuchen durchaus widersprachen, trotz desselben angewendeten Materials (auch Wachtel experimentirte vorwiegend mit *Lupinus albus*), trotz gehörigen Einwachsens in die Glaskäppchen und trotz oftmaliger Wiederholung der Experimente. Die Ergebnisse waren immer die gleichen. Ich citire einen Versuch aus Wachtel's Arbeit (p. 32), welcher für die übrigen typisch sein soll, und habe auf der beiliegenden Tafel Wachtel's zugehörige, die Präparate in natürlicher Grösse darstellende Abbildungen copirt:

„Eine Lupinenwurzel, welcher das Käppchen von 9 mg Gewicht belassen war, wurde vertical aufgestellt, so dass die seitwärts gebogene Spitze horizontal gerichtet war (Fig. 23)[2]), das Käppchen war leicht herabzunehmen und wieder aufzusetzen; der Anfang des Versuches war um 4 Uhr Nachmittags; nach 2 Stunden zeigte sich

1) Würzburger Arbeiten, I. Bd., p. 441, 454.

2) Auf meiner Tafel Fig. 1. Wachtel's Fig. 24—27 sind bei mir Fig. 2—5.

an dem Präparate eine Krümmung (Fig. 24) in der Richtung, welche der Richtung der Krümmung in den entsprechenden Versuchen Czapek's entgegengesetzt war; die Wurzel krümmte sich in dem Theile unmittelbar über dem Käppchen, und in Folge dieser Krümmung erhob sich die Spitze und richtete sich schief empor. Nach weiteren $1^1/_2$ Stunden wurde diese Krümmung stärker, setzte sich nach oben hin fort (Fig. 25), was zur Folge hatte, dass die Region des stärksten Zuwachses aus der verticalen Lage herauskam, und das in den zweiten Arm abgebogene Ende vertical aufwärts gerichtet erschien; nach weiteren $3^1/_3$ Stunden (gegen 11 Uhr Abends) hatte das Präparat das Aussehen, welches in Fig. 26 abgebildet ist: die Zuwachszone stand horizontal und die Spitze überschritt die Verticale. Am folgenden Tage gegen 11 Uhr Vormittags war die Krümmung in derselben Richtung nicht stärker geworden, aber die Spitze befand sich, anstatt in der verticalen, in horizontaler Lage, und an dem gebogenen Theile der Wurzel waren schwach die Spuren der Krümmung zu merken, welche die Spitze in eine andere Lage gebracht hatte: der Versuch wurde gegen $3^1/_2$ Uhr Nachmittags beendet, und zu dieser Zeit (Fig. 27) war die neue Krümmung in der Zuwachsregion in derselben Richtung stärker geworden, und die Wurzelspitze war schon vertical abwärts gerichtet. Wenn man die Zeichnungen 23 und 27 vergleicht, so könnte man vielleicht an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der ursprünglichen Lage des Präparates und dem Endresultate denken. Aber auf Grund der Beobachtungen während der ganzen Zeit, welche für die Krümmungen solcher Präparate nothwendig ist, musste ich zu dem Schlusse kommen, dass in diesem ganzen beschriebenen Processe zwei differente Erscheinungen unterschieden werden müssen, welche von einander durch einen ziemlich grossen Zeitraum getrennt sind, welchen die geotropische Krümmung nicht verlangt: 1. die Krümmung der Wurzel nach oben, nach der Seite der Spitze (im Weiteren wird die Selbstständigkeit dieser Krümmung noch durch besondere Versuche bestätigt), und 2. die Krümmung des Endes der Wurzel, welche aus der verticalen Lage gebracht wurde. Die Krümmung, welche auf Fig. 26 abgebildet ist, bildete sich nach 7 Stunden, ein Zeitraum, welcher zur Bildung der geotropischen Krümmung genügend ist; die neue Krümmung (Fig. 27) bildete sich nach $16^1/_2$ Stunden. Ich bemerke, dass am Ende des Versuches das Käppchen von dem Präparate noch leicht abgenommen werden konnte, so dass die erste Krümmung durch die Voraus-

setzung nicht passender Dimensionen des Käppchens nicht erklärt werden kann. Diesen Umstand muss man auch bei der Erklärung der übrigen Versuche, welche von mir als typische Beispiele vieler vollständig übereinstimmender Versuche angeführt werden, im Auge behalten. Die Beobachtungen hinsichtlich der weiteren Schicksale solcher Präparate (Fig. 27) zeigten, dass bei der Verlängerung und fortgesetzten Krümmung der Wachsthumsregion der Wurzel die in das Käppchen eingeschlossene Spitze so dünn wird, dass das Käppchen sich lockert, was zur Folge hat, dass sich die Spitze gerade streckt, das Käppchen von sich abstreift und die ausgerichtete wellenförmige Wurzel fortfährt, vertical nach unten zu wachsen. Die folgende Serie von Zeichnungen, welche von einem und demselben Präparate angefertigt wurden (Fig. 28—33)[1] diene zur Bestätigung des Gesagten.

Fig. 28: das Präparat um 7 Uhr Abends
„ 29: „ „ „ $9^{1}/_{2}$ „ „
„ 30: „ „ „ 12 „ Nachts.
„ 31: „ „ „ 10 „ Morgens am folgenden Tage.
„ 32: „ „ „ 4 „ Nachmittags.
„ 33: „ „ „ 2 „ „ des zweitfolgenden Tages.“

Die gleichen Versuche mit dem analogen Ergebnisse stellte Wachtel mit Mais- und Pisumkeimwurzeln an.

Auch die Versuche mit horizontal orientirten Käppchenwurzeln fielen bei Wachtel ganz anders aus als bei mir. Er sagt hierüber Folgendes (p. 35):

„In der folgenden Versuchsgruppe war bei horizontaler Orientirung der Präparate die Spitze vertical nach unten gerichtet. Fig. 45[2]) stellt eine derart aufgestellte Lupinenwurzel dar. Vier Stunden nach Versuchsbeginn war in der Wachsthumszone ausserhalb des Käppchens eine Krümmung nach abwärts aufgetreten, welche die Spitze aus der Lage des geotropischen Gleichgewichtes herausgedrängt hatte (Fig. 46); das Käppchen sass frei auf der Wurzel, dann wurde das Ende dünner, das Käppchen glitt herab und die Wurzel mit der gerade gewordenen Spitze setzte ihr Wachsthum nach abwärts fort; andere gleichartige Versuche gaben dieselben Resultate.

1) Auf der dieser Arbeit beigegebenen Tafel VIII Fig. 6—11.
2) Bei mir Fig. 12; Wachtel's Fig. 46 = Fig. 13.

„Gleichfalls ganz widersprechende Resultate bekam ich auch in den Versuchen mit von den Käppchen befreiten Präparaten. In Fig. 39—41[1]) sind die Resultate des Versuches dargestellt, welcher zeigt, dass die abgebogene Spitze das horizontal gestellte Präparat nicht zwingt, sein Wachsthum in dieser Richtung fortzusetzen. Auf Fig. 40 sieht man, wie zugleich mit dem Aufrichten der abwärts gebogenen Spitze sich eine andere Krümmung gebildet hat, weshalb das Ende der Wurzel die Form des Buchstaben S angenommen hat; im folgenden Stadium (Fig. 41) war das Wurzelende ganz deutlich geotropisch abwärts gerichtet.

„Ein gleiches Präparat ohne Käppchen, gleichfalls horizontal orientirt, aber mit vertical nach oben gerichteter Spitze[2]) (Fig. 42) ergab ebenso eine aus zwei Krümmungen combinirte wellenförmige Linie (Fig. 43) und nahm nachher die in Fig. 44 dargestellte Form an. Die Wurzel mit vertical nach unten gerichteter Spitze fährt folglich nicht fort, in horizontaler Richtung zu wachsen: nicht zwei Tage, nicht einen Tag, ja nicht einmal durch drei Stunden."

Correspondirende Resultate erhielt Wachtel endlich auch an Wurzeln mit Käppchen, die horizontal mit aufwärtsgerichteter Spitze aufgestellt worden waren; auch hier bildete sich zuerst eine Krümmung im Sinne der durch das Käppchen ertheilten Biegung (nach aufwärts), und später krümmte sich die Spitze geotropisch herab unter gleichzeitigem Abstreifen des Käppchens.

Jeder, der Wachtel's im Ganzen sehr anschauliche Schilderung dieser Erscheinungen durchliest, wird dem Verfasser beistimmen in dem Zweifel, ob die beschriebenen Krümmungen wirklich etwas mit Geotropismus zu thun haben. Dass die von Wachtel beobachteten Krümmungen im Sinne der durch das Käppchen ertheilten Biegung nicht geotropisch sind, erweist der Verfasser übrigens auch durch Klinostatenversuche, in denen dieselbe Krümmung, wie sonst an Wachtel's Käppchenwurzeln, ohne Ausnahme zu constatiren war. Wie Wachtel zeigt, ist hier die Krümmung stets noch schärfer ausgeprägt, und setzt sich so lange fort, als sich das Käppchen auf der Wurzel befindet, sodass schraubenförmige Krümmungen zu Stande kommen, die auch bildlich dargestellt werden.

1) Bei mir Fig. 14—16.

2) Die betreffenden Figuren sind auf meiner Tafel Fig. 17—19.

Auf Grund aller dieser Erfahrungen sagt Wachtel (p. 40) schliesslich: „Diese Versuche machen es unmöglich, sich den Ansichten Czapek's über die Rolle der Wurzelspitze in seinen Versuchen anzuschliessen."

„Noch einen letzten Versuch" beschloss Wachtel anzustellen, der mir allerdings in Voraussetzung und Ausführung nicht richtig erscheint. Er will eine durch Korkstreifen geschiente Wurzel in verticaler Normalstellung in ein unter der Spitze befestigtes Käppchen einwachsen lassen und dann an der eingewachsenen, nach seiner Meinung durch die horizontale Spitzenstellung geotropisch inducirten Wurzel (falls Darwin's und meine Ansicht richtig ist) in der Wachsthumszone die von mir gesehene geotropische Krümmung entstehen lassen.

Dass hier keine geotropische Krümmung entstand, nimmt angesichts der hohen Wachsthumswiderstände, welche durch Nichtanwendung des Klinostaten der Wurzel geboten sind, nicht Wunder, und das negative Ergebniss beweist in keiner Hinsicht etwas. Auch hier trat schliesslich die in allen Fällen beobachtete „Krümmung in der Richtung der Spitze" nach einigen Stunden auf.

Wachtel sieht sich endlich (p. 41) gezwungen, nachzuforschen, was eigentlich der Grund des so verschiedenen Ausfalles seiner und meiner Versuche sei: „Die den Angaben Czapek's widersprechenden Resultate meiner Versuche zwangen mich, die ganze Zeit nachzuforschen, ob keine Fehler in der Einrichtung meiner Versuche lägen. Der letzte Verdachtsgrund, welchem ich nachgehen musste, betraf die Eigenschaft der Käppchen: vielleicht waren die Käppchen, ungeachtet ihres bedeutend kleineren Gewichtes im Vergleiche zu den Käppchen Czapek's, ungeachtet des Umstandes, dass es leicht war, sie von den Präparaten in meinen Versuchen abzunehmen und wieder aufzusetzen, als Grund des Widerspruches anzusehen. Aber sowohl in meinen Versuchen, als auch in den Versuchen Czapek's erscheint es als eine äusserst unnatürliche Bedingung für das Wachsen der Wurzel, dass die neuen Theile bei dem Weiterwachsen des fertigen Präparates gezwungen sind, sich aus dem Käppchen herauszudrängen, indem sie die Hindernisse überwinden, welche ihnen die Wände des Käppchens entgegenstellen."

Wachtel berichtet im Weiteren über Versuche mit beiderseits offenen Käppchen, welche er in der Absicht angestellt hatte, um die Beseitigung der mechanischen Hindernisse, welche

das Käppchen bereitet, anzustreben (p. 52): „Dieses Präparat zeichnet sich dadurch vortheilhaft aus, dass die Wurzel weiter wachsen kann, indem sie die Nothwendigkeit vermeidet, ihre Theilchen aus der oberen Oeffnung des Käppchens beim Weiterwachsen herauszuschieben."

Der Effect, an welchen Wachtel dachte, dass im Falle einer localisirten Spitzenempfindlichkeit die von mir geschilderten Erscheinungen an solchen Käppchenwurzeln noch besser wahrgenommen werden müssten, wäre jedoch nur dann zu erwarten, wenn die geotropische Krümmung von allem Anfange an oberhalb des Käppchens einsetzen würde und daselbst auch vollendet würde. Da sich aber auch die Spitzenregion anfänglich geotropisch krümmt, so muss an solchen Präparaten im Käppchen eine Hemmung der Krümmung entstehen, die verhindert, dass etwas anderes sichtbar wird, als ein Anschmiegen der hervorwachsenden Spitze an den unteren Rand der unteren Käppchenmündung und ein geotropisches Abwärtskrümmen an dieser Stelle. Das hat nun Wachtel wirklich gesehen, wie seine Beschreibung und Abbildungen ergeben.

Man muss zugeben, dass diese Experimente gegen eine geotropische Reizübertragung nichts beweisen. Auch Wachtel hütet sich mit Recht, diesen directen Schluss zu ziehen. Ich kann daher Rothert nicht zustimmen, wenn er in diesen Versuchen (in seinem Referate über Wachtel's Arbeit in der Botan. Zeitung)[1]) einen Widerspruch mit den bekannten Darwin'schen Nachwirkungsversuchen zu erblicken scheint.

So kommt Wachtel zu Beginn des 10. Capitels seiner Arbeit (p. 45) zu dem Endergebnisse:

„Die Untersuchung der Versuche Czapek's, die von mir erhaltenen Resultate ihrer Wiederholung, und hauptsächlich die Voraussetzungen, welche aus den von mir mehrmals wiederholten Variationen der Versuche Czapek's und aus meinen eigenen Untersuchungen hervorgehen, geben mir also auf keinerlei Weise die Möglichkeit, mich den Folgerungen Czapek's anzuschliessen, und lassen mich dabei in gänzlicher Unklarheit in Bezug auf die Ursache der scharfen Differenz zwischen meinen und seinen Resultaten" und im Folgenden:

„Wenn ich in den Versuchen Czapek's keine positiven Beweise anerkennen kann, welche zu Gunsten der Darwin'schen Ansicht über

---

1) Botan. Zeitung 1899, II. Abth., Sp. 227.

die Rolle der Wurzelspitze sprechen würden, so kann ich andererseits auch nicht das Gegentheil bestätigen, dass die Wurzelspitze nicht die ihr zugeschriebene Function habe. Zu Gunsten des einen oder des anderen Falles können weder die Versuche Czapek's noch die meinigen dienen, weil man in allen diesen Versuchen mit einem äusserst unerwünschten Hilfsmittel rechnen muss, welches bei allen Untersuchungen der Eigenschaften lebender Objecte vermieden werden soll: mit einer offenbaren Störung der natürlichen Bedingungen des Wachsthums; selbstverständlich ist es daher hier nicht gestattet, irgend welche bestimmte Schlüsse zu ziehen, welche die Eigenschaften der normalen lebenden Objecte betreffen.

„Auf diese Weise bleibt die Frage von der Rolle der Wurzelspitze bei geotropischen Krümmungen der Wurzel, für mich wenigstens, unentschieden, weswegen ich zur weiteren Bearbeitung unserer Frage herantrete."

Den Schluss von Wachtel's Arbeit bilden dann Versuche, in denen er feststellt, dass an decapitirten Wurzeln die Wiederkehr der geotropischen Perceptionsfähigkeit vor der völligen Regeneration des Vegetationspunktes erfolgt, und dieselbe mit der einsetzenden Callusbildung zusammentrifft. Daraus lässt sich natürlich als positives Ergebniss nur das ableiten, dass zur geotropischen Reizperception die Gegenwart des Meristems der Wurzelspitze nicht nöthig ist, was ja auch durch andere Erfahrungen bereits sicher gestellt war.

Die an das Ende der Arbeit gestellten Versuche mit intermittirender geotropischer Reizung will ich übergehen, da die Fragestellung eine sehr labile ist und auch der Verfasser selbst zugeben wird, dass diese Versuche in unserer Frage nichts beweisen können.

Es darf, wie aus den ausführlich mitgetheilten Arbeitsresultaten Wachtel's hervorgeht, kaum Wunder nehmen, wenn einem Forscher die Sachlage nicht auf den ersten Blick klar ist, und selbst ein Kenner der einschlägigen Thatsachen, wie Rothert, erklären musste, dass auch ihm die Ursache der grossen Differenz zwischen meinen und Wachtel's Ergebnissen gänzlich unklar geblieben sei. Wachtel selbst ist dieser Ursache sehr nahe gekommen, wenn er sagte: „vielleicht waren die Käppchen als Grund des Widerspruches anzusehen."

In der That ist dem so, wie ich im nächsten Abschnitte zeigen werde. Es gelingt wirklich, sowohl die Ergebnisse Wachtel's, als auch meine Resultate, auf Grund deren ich mich für eine auf die

Wurzelspitze localisirte Reizperceptionsfähigkeit aussprach, durch geeignete Glaskäppchen zu erzielen. Und damit ist zugleich gezeigt, dass die richtigen Beobachtungen Wachtel's ganz andere Verhältnisse betreffen, als jene es sind, welche ich an meinen Wurzelpräparaten herstellte, und dass Wachtel meinen directen Beweis von der alleinigen Sensibilität der Wurzelspitze nicht widerlegt hat. Ich darf vielmehr alles aufrecht halten, was ich in meiner ersten Arbeit in dieser Frage behauptet hatte.

II. Abschnitt.

Meine eigenen Untersuchungen.

Ich will hier zunächst auf die Bedingungen eingehen, unter welchen man Wachtel's Resultate erhält, sodann die Art und Weise besprechen, in welcher die Käppchenversuche zu den von mir beschriebenen Ergebnissen führen, und schliesslich eine Versuchsmodification beschreiben, welche auf der „geotropischen Nachwirkung" beruht und eine in mancher Hinsicht interessante Bestätigung meiner Anschauungen liefert.

1. Ueber Wachtel's Ergebnisse.

Gewisse Einzelheiten in der Beschreibung, welche Wachtel von der von ihm angewendeten Methode zur Herstellung der Glaskäppchen giebt, leitete mich sehr bald nach der ersten Kenntnissnahme vom Inhalte der Wachtel'schen Arbeit auf eine richtige Beurtheilung der Bedingungen, unter welchen Wachtel arbeitete.

Wachtel scheint nämlich entgangen zu sein, weshalb ich in meiner Arbeit (l. c. p. 256) empfehle, die zur Herstellung der Käppchen nöthigen Capillaren „durch Ausziehen eines dickwandigen leicht schmelzbaren Rohres" herzustellen. Er sah, wie aus der wörtlich oben wiedergegebenen Beschreibung seiner Methode hervorgeht, offenbar den Grund nicht ein, weshalb ich dickwandige Glasröhren vorschlage; er findet im Gegentheil in der Wahl solcher Röhren eine Schwierigkeit im Manipuliren und empfiehlt seinerseits dünnwandiges Rohrmaterial.

Als ich 1894 mit verschieden dickwandigen Röhren arbeitete, sah ich bald, dass man möglichst scharf rechtwinklig gebogene Käppchen nur aus relativ dickwandigen Capillaren her-

stellen kann. Man ist nämlich zur Erzeugung der scharfwinkeligen Biegung genöthigt, das nicht zu weiche Röhrchen geradezu zu knicken. Diese Procedur überstehen aber dünnwandige Röhrchen nie ohne spaltartige Verengerung, und werden dadurch natürlich zu unseren Zwecken unbrauchbar, während dickwandigere Röhrchen keinen schädlichen Grad von Verengerung des Lumens erreichen. Aus dünnwandigen Capillaren kann man eine Biegung ohne schädliche Knickung nur so herstellen, wie es auch Wachtel that, indem man das horizontal gerichtete Röhrchen so stark an einer engbegrenzten Stelle erwärmt, dass es erweicht herabzusinken beginnt, worauf man entweder mit der Hand nachhilft, um die Biegung zu vollenden, oder durch Emporheben des erweichten Theiles die rechtwinkelige Biegung vollstreckt. Biegt man rasch, bevor noch das passive Herabsinken an der erweichten Rohrstelle eintritt, so erhält man immer eine Verengerung, sodass das Rohr für die Herstellung von Käppchen nicht verwendbar wird.

Wie aus der von Wachtel gelieferten Beschreibung seiner Herstellungsweise von Glaskäppchen deutlich hervorgeht, hatte dieser Autor ganz gewiss nicht so scharfwinklig gebogene Röhrchen zur Verfügung wie ich, und darauf beruht, wie ich zeigen werde, die scharfe Differenz unserer beiderseitigen Ergebnisse. Um diesen Gedanken zu prüfen, stellte ich mir die Glaskäppchen einerseits genau nach der von Wachtel angegebenen Art, andererseits nach folgender Methode her:

Glascapillaren verschiedener Wanddicke und von $1-1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser des Lumens aus gewöhnlichem, leicht schmelzbarem Glase wurden in ca. 3 cm lange Stücke zerschnitten. Jedes Stück wurde mit einem Ende knapp über einer kleinen leuchtenden Sparflamme eines Bunsenbrenners so lange erhitzt und dabei horizontal gehalten, bis das erweichte Glas in den letzten 2 mm des Rohres herabzusinken begann. Nun hob ich das Rohr mit dem erweichten Ende schräg empor, die Biegung wurde sehr rasch genau rechtwinkelig, und nun schmolz ich, nur das äusserste Ende des Rohres erhitzend, das Ende zu. Das hakenförmige Rohrende schnitt ich so von der Capillare ab, dass die Trennung 2 mm hinter der Biegungsstelle erfolgte.

Die derart erzeugten Käppchen wiesen eine ziemlich scharfe bogenförmige Krümmung auf.

Ich liess nun in der von mir früher beschriebenen Art Keimwurzeln von *Lupinus albus* in solche Glaskäppchen hineinwachsen.



Da die Krümmung der Käppchen ungefähr in ihrer Gestalt der scharf hakenförmigen geotropischen Krümmung von Lupinenwurzeln gleichkommt, so kam ich auf den Gedanken, die geotropische Krümmung selbst dazu zu benützen, um die Wurzeln in die Käppchen einwachsen zu lassen. Es gelingt dies in der That sehr wohl mit diesen bogenförmigen Glasköppchen, und man kann mit den nöthigen Vorbehalten und Cautelen auch diese Art des Einwachsenlassens anwenden, zumal es sich ergab, dass sich solche Präparate in nichts von den mit Hilfe des Klinostaten hergestellten unterschieden.

Wenn man diese Käppchenwurzeln im feuchten Raume vertical aufstellt, sodass die abgebogene Spitze horizontal gerichtet ist, so beobachtet man im Dunklen und bei 20—25° C. binnen 2—3 Stunden eine deutliche Krümmung oberhalb des Käppchens, mit der Concavität nach der Seite der Spitzenablenkung gerichtet, die nach und nach immer stärker wird: genau dasselbe Resultat, wie es Wachtel an seinen Präparaten wahrgenommen hatte. Auch das Abstreifen der Käppchen erfolgt später ganz in derselben Weise, wie es Wachtel beschreibt. Stellt man die Präparate horizontal auf mit vertical nach unten gerichteter Spitze, so stimmen die Beobachtungen wiederum vollkommen überein mit dem, was Wachtel gesehen und beschrieben hat. Die Wachsthumsregion beginnt sich nach abwärts zu krümmen, also in demselben Sinne, wie die Krümmung an vertical gestellten Wurzeln vor sich geht. Auch dann, wenn die Spitze der horizontal gerichteten Wurzel nach oben sieht, findet die Krümmung im Sinne der Ablenkung der Spitze durch das Käppchen statt, also diesmal nach oben.

Ich müsste die Beschreibung Wachtel's einfach wiederholen, wenn ich meine Beobachtungen ausführlicher darlegen wollte, und Wachtel's Abbildungen, die ich zur Illustration seiner Schilderung und seiner Resultate reproduciren liess, könnten ebensogut zur Darstellung meiner Ergebnisse unter Anwendung der beschriebenen Käppchen dienen.

Es ist nicht zu zweifeln, dass in allen diesen Versuchen die im Sinne der Spitzenablenkung auftretende Krümmung mit Geotropismus nichts zu thun hat, sondern eine Fortsetzung der durch das Käppchen aufgezwungenen Krümmung ist.

Dies wird schon dadurch wahrscheinlich, dass diese Krümmung, im Gegensatze zur geotropischen Reactionskrümmung, erst 4—5 mm

von der Spitze entfernt, ihren Ausgangspunkt zu nehmen scheint, und an Ort und Stelle ihr Krümmungsmaximum erreicht. So wie Wachtel, so konnte auch ich ferner feststellen, dass die Krümmung von Wurzeln, die auf dem Klinostaten in Rotation gehalten werden, in demselben Sinne und stärker auftritt, wie in den übrigen Versuchen.

Es ist also die wenige Stunden nach Versuchsbeginn auftretende Wurzelkrümmung in diesen Versuchen nicht geotropischer Natur. Wir haben es vielmehr mit einer autotropischen Erscheinung zu thun, und es ist durch die interessanten Untersuchungen Wachtel's zuerst gezeigt worden, dass sich durch Glasröhrchen den Wurzeln auch krummliniges Wachsthum aufzwingen lässt, und dass meine 1895 zuerst veröffentlichten Untersuchungen über Autotropismus in diesem Punkte ergänzt werden können. Sobald der richtende Einfluss des gebogenen Käppchens an Wurzeln, die auf dem Klinostaten rotiren, beseitigt wird, wachsen die Wurzeln in gerader Richtung, ihrer natürlichen autotropischen Wachsthumsbestrebung folgend, weiter, rechtwinkelig zu dem zuletzt hinzugefügten Querschnitte. Diese Erscheinungen habe ich bereits in meiner in Rede stehenden Arbeit in dem über Autotropismus handelnden Capitel dargestellt und kann daher auf diese Untersuchungen verweisen.

Wenn wir uns fragen, warum an diesen Käppchenwurzeln in günstigen Positionen keine geotropische Krümmung erscheint, sondern nur der autotropische Erfolg der aufgezwungenen Käppchenkrümmung bemerkbar wird, so muss offenbar hierfür der Widerstand des Käppchens und die unnatürliche krummlinige Wachsthumsrichtung, welche den Spitzentheilen aufgenöthigt wurde, verantwortlich gemacht werden.

Dass die Reizperception durch mechanische Wachsthumshemmungen nicht (ausser durch mehrtägige Wirkung des hemmenden Factors) aufgehoben wird, habe ich 1895 an eingegypsten Wurzeln zeigen können (l. c., p. 279 ff.). Es ist höchst wahrscheinlich, dass auch unsere Käppchenwurzeln trotz des Ausbleibens einer geotropischen Reaction in geeigneten Stellungen den geotropischen Reiz percipiren. Wir haben somit anzunehmen, dass in unserem speciellen Falle es sich ausschliesslich um eine Reactionshemmung handelt, welche mit dem erheblich retardirten, abnorm krummlinigen Wachsthum Hand in Hand geht, wie es auch sonst unter dem Einflusse mechanisch wirksamer Factoren in anderen Fällen vorkommt.

Wegen der Uebereinstimmung dieser eben beschriebenen Versuche mit den Experimenten Wachtel's an Käppchenwurzeln kann ich nicht umhin, anzunehmen, dass Wachtel unter ähnlichen Bedingungen gearbeitet haben muss, wie sie meine hier beschriebenen Versuche boten. Ich schliesse daraus, dass an dem Ausfalle der Versuche Wachtel's eine eigenthümliche, von meinen Käppchen abweichende Form der Glaskäppchen die Schuld trug, dass er seinen Käppchen keine scharf rechtwinkelige Biegung ertheilt hat, wie es in meinen Versuchen von 1894 der Fall war.

Dieser Schluss gewinnt eine weitere Berechtigung dadurch, dass ich im folgenden Capitel zeigen werde, wie man unter Verwendung geeigneter Glaskäppchen thatsächlich meine vor sechs Jahren angegebenen Resultate erhält, und niemals die von Wachtel beobachteten Erscheinungen an den Käppchenwurzeln wahrnimmt.

2. Herstellung geeigneter Glaskäppchen.

Da die Gewinnung der richtig verfertigten Glaskäppchen den wichtigsten Punkt meiner Methode zum Nachweise der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze darstellt, und die Dissertation Wachtel's gezeigt hat, dass, trotz der längeren Beschreibung dieses Gegenstandes in meiner ersten Arbeit über Geotropismus, Missverständnisse nicht ausgeschlossen sind, so will ich nochmals möglichst genau die Manipulationen beschreiben, welche zur Verfertigung richtig gebogener Glaskäppchen nöthig sind.

Als Glasmaterial wählte ich Röhren von 2 mm Wanddicke, 10 mm lichter Weite, aus Thüringer Glas oder einer anderen leichtschmelzbaren Natronglassorte. Daraus wurden in der Gebläseflamme Capillaren ausgezogen, deren Lumen 1—1,5 mm Durchmesser besass, und deren Wanddicke ca. 1/4 mm betrug.

Die Ausmaasse wurden in der Regel im grössten Theile der gewonnenen Capillaren erreicht, wenn ein genügend weiches Rohrstück von 2,5—3,5 cm Länge auf 30—40 cm ausgezogen wurde.

Die derart hergestellten Capillaren wurden in grösserer Menge verarbeitet. Zunächst müssen sie nach dem Abtrennen von den nicht ausgezogenen Rohrtheilen in grösseren Stücken sortirt werden. Dann werden sie in ungefähr 3 cm lange Stücke zerschnitten, wobei man noch Gelegenheit hat, auf genaue Auswahl von Capillaren mit richtigem Durchmesser zu achten.

Diese Theilstücke dienen zur Herstellung der winkeligen Biegung. Als Wärmequelle verwendete ich eine Mikrogasflamme, leuchtend und etwa 2 cm hoch. Gewöhnlich nahm ich einen Teclu-Brenner, dessen Schlot abgeschraubt worden war, und regulirte mittelst der Schraube die leuchtende Flamme bis zur gewünschten Grösse. Man fasst nun ein Capillarrohr in der Nähe eines Endes mit einer Pincette, und hält dasselbe in horizontaler Lage ungefähr in seiner Mitte gerade in die äusserste Spitze der Flamme. Den Zeigefinger der linken Hand drückt man gleichzeitig an das andere Ende des Röhrchens, dreht nicht während des Erhitzens, und wartet bis das Röhrchen so weit erweicht ist, dass es dem Fingerdrucke eben nachzugeben beginnt, was nach einigen Secunden der Fall ist. Fühlt man diesen Augenblick gekommen, so drückt man den Finger fest herab, wodurch das Röhrchen scharf rechtwinklig geknickt wird. Es entstehen hierbei an der erhitzten Unterseite des Röhrchens oft äusserlich sichtbare Falten, die Lichtung wird aber fast nie in erheblichem Maasse verengt und es missglückt nicht oft die geschilderte Procedur. Niemals darf aber das Röhrchen vor dem Biegen so weich werden, dass es spielend leicht biegsam wird, oder gar schon anfängt, sich selbst passiv herabzubiegen. Es muss stets noch ein gewisser Widerstand vom biegenden Finger gefühlt werden.

Nach dem Abkühlen werden die Winkelröhrchen ganz kurz von der Biegung entfernt abgeschnitten: Der eine Schenkel sehr knapp, 1,5 mm hinter der Biegung; der andere, welcher zugeschmolzen werden soll, etwa 2,5 mm hinter der Biegung. Zum Abschneiden lege ich das Röhrchen mit der Biegungsstelle über den Rand des linken Daumennagels, schneide unter der Biegung auf der Daumenkuppe in gewünschter Weise zunächst den einen Theil der Capillare mittelst eines mässig leichten, raschen, langen Striches einer scharfen Dreieckfeile an, breche ohne Mühe das Stück los, drehe das Röhrchen um, sodass der zweite Schenkel unterhalb der Biegungsstelle an der Daumenkuppe gehalten wird und wiederhole das Abschneiden.

Nun wird noch ein Ende des Käppchens zugeschmolzen und der Rand des anderen durch Anschmelzen geglättet. Das Zuschmelzen nehme ich am raschesten in der Stichflamme eines Gebläses vor. Man hält mittelst einer Pincette das Käppchen mit dem zu verschliessenden Ende an den Flammenrand, wo fast momentan ein dichter Verschluss des Endes erfolgt. An der Spitze



der Flamme wird noch das offene Ende an seinen Rändern abgeschmolzen. Bei geringer Uebung wird es Niemandem schwer fallen, sich nach dieser Methode grössere Mengen von richtig angefertigten Käppchen selbst zu bereiten, und namhaften Zeitverlust hat man hierbei nicht zu fürchten. Die Käppchen sind dabei auch sehr gleichmässig an Grösse und Gewicht.

Das Gewicht der in dieser Weise hergestellten Glaskäppchen betrug für 10 Stück 0,3315 g, somit wog ein Käppchen durchschnittlich 33,15 mg.

3. Das Einwachsen der Wurzeln in die Glaskäppchen.

Auch meine neuen Versuche wurden an denselben Objecten wie die früheren Experimente angestellt: an den Keimwurzeln von *Lupinus albus*, *Pisum sativum*, *Phaseolus multiflorus*, *Cucurbita Pepo* und *Zea Mays*. Besonders die erstgenannte Pflanze wurde vor Allem als geeignetes Material zu allen Experimenten verwendet.

Das Samenmaterial von *Lupinus albus* darf aber nicht über ein Jahr alt sein, nachdem mit älteren Samen Verluste durch Keimungsunfähigkeit und ungleich starkes Wurzelwachsthum eintraten. Mein Material war von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen.

Die gequellten Samen wurden in feuchtes Sägemehl eingesät und der Keimung in einem heizbaren Schranke bei einer constanten Temperatur von 27—28° C. überlassen. Bereits am zweitnächsten Tage, 48 Stunden nach der Aussaat in Sägemehl, hatten die Keimwurzeln die passende Länge von 2—3 cm.

Um gleichzeitig möglichst viele Wurzelpräparate zu gewinnen, modificirte ich die Anordnung und Befestigung der Käppchen und Wurzeln gegenüber meiner früheren Gewohnheit. Ich beschreibe im Nachfolgenden eine Methode, die sich mir seit geraumer Zeit als gut verwendbar erwies.

Ich brachte die Wurzeln nicht mehr auf demselben Korke an, sondern befestigte jede derselben auf einem separaten Korke.

Es wurden feine Flaschenkorke von etwa $4^1/_2$ cm Höhe und $2^1/_2$ cm Durchmesser median in zwei Längshälften durchschnitten, doch nicht vollständig durchtrennt. Die nicht durchtrennte Querscheibe von etwa $^1/_2$ cm Höhe blieb mit der einen Längshälfte in Zusammenhang, während die andere Längshälfte durch einen halben

Querschnitt beseitigt wurde. Man vergleiche hierzu die Fig. 20 (Taf. VIII), welche diese Vorrichtung erläutert. Zur Befestigung und Anbringung des Käppchens diente ein Korkwürfel von ca. 8 mm Seitenlänge, welcher mit einem Spalt versehen war, durch dessen Federkraft das Käppchen festgehalten wurde. Dieser Korkwürfel wurde, auf eine Stecknadel gespiesst, auf der angelegten Querschnittsfläche des Flaschenkorkes angebracht. Die Wurzel, welche in das Käppchen einwachsen sollte, wurde auf der Oberfläche des Korkes, wie die Abbildung zeigt, befestigt und durch Verschieben des Käppchen-tragenden Korkwürfels auf seiner Stecknadel vorsichtig bis in die Nähe der Biegungsstelle des Käppchens eingeführt.

Als Klinostat diente das bekannte Pfeffer'sche, von Albrecht in Tübingen ausgeführte Instrument, mit seinem Glascylinder zur Aufnahme von Objecten im feuchten Raume. Ich schob einen Kork, dessen Durchmesser so gross war, dass er eben noch bequem das Darüberziehen des Glascylinders erlaubte, auf die Achse auf und steckte nun auf beiden Flächen des Korkes im Kreise die einzelnen Flaschenkorke mit den Wurzeln an. Man bringt bequem jederseits sechs Objecte unter, und hat noch Raum zum Befestigen von Controllwurzeln. So war für jeden Versuch eine Reihe von zwölf Käppchenwurzeln in Vorbereitung.

Um Zeit zu sparen und gleichmässiges Wachsthum der Wurzeln zu erzielen, empfiehlt es sich, das Einwachsen bei constanter höherer Temperatur ablaufen zu lassen. Hierzu liess ich mir einen kleinen Thermostaten anfertigen, welcher bei vielen Wurzelversuchen auf dem Klinostaten sich als sehr praktisch und hinreichend genau erwiesen hat.

Der Thermostat besteht aus einer rechteckigen Sandbadplatte aus Eisen auf vier Füssen, und einem aus Kupfer angefertigten, mit Asbest überkleideten kastenförmigen Sturz, der in seinen Grössendimensionen der Achsenlänge und den Ausmaassen des Glascylinders des Pfeffer'schen Klinostaten angepasst ist. Seitlich sind natürlich beiderseits Ausschnitte angebracht, welche zur Aufnahme der Achse dienen, und nach Ueberstülpen des Thermostaten über den Glascylinder durch Schiebervorrichtungen so verschlossen werden, dass nur ein kreisförmiges Loch frei bleibt, durch welches die Achse hindurchgesteckt ist und rotiren kann. Damit die Achse möglichst genau in dem Kastenausschnitt sitzt, nirgends an den Rändern des Kreisausschnittes anstreift oder unnöthige freie Lücken

lässt, sind an den Füssen des Thermostaten Stellschrauben angebracht, die eine genaue Centrirung der Achse in den kleinen, für sie bestimmten, mit Asbest gedichteten Ausschnitten erlauben.

Der Sand, mit welchem die eiserne Tasse vor Aufsetzen des Metallsturzes beschickt wird, fungirt einerseits als dichter Abschluss des warm zu haltenden Raumes, andererseits als treffliche Wärmeregulirungsvorrichtung.

Die Oberseite des Kastens besitzt die üblichen beiden Röhrenstutzen zur Aufnahme des Thermometers und Quecksilber-Thermoregulators, ausserdem an passender Stelle zweimetallene Verbindungsstücke, die in die Schlauchverbindung des Regulators eingeschaltet werden, um unnöthige Zerrungen des Schlauches beim Oeffnen des Thermostaten zu vermeiden, endlich zwei Handhaben, um den Kasten bequem aufzuheben.

Als Wärmequelle dient ein Mikrogasbrenner derjenigen Form, wie ihn die Firma Hugershoff in Leipzig zur Heizung des Ostwald'schen Thermostaten liefert.

Der Thermostat hält die Temperatur sehr genau, mehrere Tage lang trotz wechselnden Gasdruckes auf 27—28° C. ohne grössere Schwankungen, sodass er alles leistet, was man von derartigen Apparaten verlangen darf.

Der Thermostat wurde mir von Herrn Mechaniker Kettner in Prag geliefert.

Bei 27—28° C. ist das Einwachsen in die Käppchen nach drei Stunden sicher vollzogen, sodass man täglich 2—3 Versuche vornehmen kann, was gegenüber dem langsamen Arbeiten bei Zimmertemperatur einen grossen Vortheil bedeutet.

Wachtel hatte, wie oben erwähnt, das Bedürfniss, ein Ausbiegen der in die Käppchen einwachsenden Wurzeln durch Leitschienen zu verhüten. Ich hatte sehr wenig zu leiden an Verlusten durch Präparate, welche beim Einwachsen ausbiegen. Hier und da kommt es schon vor, aber meistens bleiben die Wurzeln ganz gerade, bis sie an der Käppchenspitze anstossen. Natürlich kann man, um ganz sicher zu gehen, Wachtel's Vorschlag, ohne das Resultat irgendwie zu beeinflussen, acceptiren.

Unbedingt nöthig zum tadellosen Einwachsen in die Käppchen ist die Anwendung des Klinostaten hierbei. Ich kann Wachtel nicht beistimmen, wenn er die theoretische Nothwendigkeit dieses Hilfsmittels in Abrede stellt. Nur dann könnte die Eliminirung einseitiger Schwerkraftwirkung überflüssig erscheinen, wenn in den

2 mm der äussersten Spitze die Reizreaction sich in keiner Weise äussern würde. Es betheiligt sich jedoch auch die Wurzelspitze, wie lange bekannt, an dem Beginne der geotropischen Krümmung, und jeder Versuch, die Spitze an ihrer Reaction zu hindern, also auch die Spitze in Glaskäppchen abzulenken, würde mit dem Widerstande der geotropischen Reaction zu rechnen haben. Ein ungestörtes Einwachsen in das Glaskäppchen wäre somit nicht ermöglicht.

Sobald das gewünschte Stadium erreicht ist, werden die Wurzeln durch Erweitern des federnden Spaltes des Korkwürfels, in welchem die Käppchen stecken, sammt dem Käppchen vom Korke losgelöst und zu den verschiedenen Versuchen verwendet, zu deren Beschreibung ich nun übergehe.

4. Die Versuche mit Käppchenwurzeln.

Fertigt man die Präparate nach der gegebenen Vorschrift an, so erhält man fast durchaus Resultate, welche die besten Bedingungen für die nun zu beschreibenden Versuche darbieten. Die Glaskäppchen lassen sich leicht abstreifen und aufsetzen, die Wurzelspitze sitzt nicht unmittelbar dem Käppchenende dicht auf und hat einen kleinen Spielraum für den allerersten Beginn der geotropischen Krümmung, das Käppchen hat endlich Dimensionen, welche weder zu eng, noch zu weit sind, sodass die Gefahren einer Einklemmung oder eines vorzeitigen Abstreifens nach Möglichkeit herabgemindert werden.

Die letztgenannten Umstände hat man als Ursache des Missglückens von Käppchenversuchen am meisten zu fürchten. Sie hängen nicht allein von den Käppchendimensionen ab, sondern auch von der Zeit des Einwachsens der Wurzeln. Bei zu kurzer Rotation der Präparate auf dem Klinostaten erscheint die Biegung oft schon hinreichend ausgebildet, aber es werden die Käppchen in den darauffolgenden Versuchen dennoch in 1—2 Stunden abgestreift; andererseits erreicht bei zu langer Dauer der Klinostatenrotation die Spitze das Käppchenende, schmiegt sich demselben innig an, und giebt so Veranlassung, dass etwas mehr als 2 mm der Spitze abgebogen werden. In diesen etwas über 2 mm von der Spitze entfernten Partien ist jedoch die Plasticität der Spitze nicht mehr ausgeprägt, sodass das Wachsthum die aufgezwungene Biegung nicht mehr überwindet, sondern sich gegen den anderen



Käppchenschenkel an der convexen Wand stemmt. Dadurch entsteht Wachsthumshemmung mit allen Symptomen einer Einklemmung der Spitze: Verkürzung der wachsenden Zone und sehr bald gänzliches Aufhören des messbaren Längenwachsthums, vermehrtes Dickenwachsthum der Wurzel oberhalb des Käppchens, frühzeitiges Hervorbrechen der Seitenwurzelanlagen, kurz genau dasselbe, was Pfeffer an Wurzeln mit eingegipster Spitze wahrgenommen hatte.

Wachtel polemisirt lebhaft gegen die diesbezüglichen Angaben in meiner 1895 erschienenen Arbeit. Ich glaube hier nicht auf eine ausführliche Discussion eingehen zu müssen, da ich ja glaube nachgewiesen zu haben, dass Wachtel's Käppchen durch bestimmte Eigenschaften ganz andere Versuchsbedingungen schufen, als ich sie herstellte, und daher unsere beiderseitigen Versuche nur sehr vorsichtig in directen Vergleich gebracht werden können. Ich beschränke mich darauf, hervorzuheben, dass ich in Wachtel's Angaben über Einklemmungserscheinungen an seinen Käppchenwurzeln nichts meinen Beobachtungen und den bekannten Thatsachen stracks Zuwiderlaufendes sehe, und dass meine hier gegebene Schilderung ganz genau der vor sechs Jahren niedergeschriebenen entspricht.

a) Verhalten der Käppchenwurzeln auf dem Klinostaten.

Die Klinostatenversuche mit Käppchenwurzeln bezweckten einerseits die durch Wachtel's Arbeit nothwendig gewordene Beantwortung der Frage, ob auch durch meine Glaskäppchen Krümmungen an Wurzeln unter Ausschaltung der normalen Schwerkraftreizung stattfindet; andererseits sollte der Einfluss der Käppchen auf das Längenwachsthum der Wurzeln unter den genannten Bedingungen geprüft werden.

In allen hierher gehörigen Versuchen wurden die Wurzeln (grösstentheils *Lupinus albus*) in der üblichen Weise mit Tuschemarkirung versehen, hierauf in der beschriebenen Art bei 28° C. in Glaskäppchen einwachsen gelassen, nach drei Stunden mit ihren Käppchen von der Fixirung befreit und neuerdings bei derselben Temperatur im feuchten Raume auf dem Klinostaten weiter in Rotation um eine horizontale Achse und ihre Längsachse erhalten.

Der Verlauf war bei sämmtlichen Versuchen ein sehr constanter, und lässt die hierdurch begründete Erfahrung in folgenden Sätzen formuliren:

1. Es entsteht an den Wurzeln unter den gegebenen Bedingungen niemals eine Krümmung, weder eine solche, wie sie Wachtel in seinen Versuchen sah, noch eine andere. Die Wurzeln bleiben oberhalb des Käppchens stets vollkommen gerade.
2. Es wachsen richtig hergestellte Präparate immer in der Weise weiter, dass sie, ihre Richtung nicht ändernd, ihren neuen Zuwachs aus dem Käppchen herausschieben, geradlinig an die älteren Partien anreihen, und diesem Verhalten entsprechend die ihnen durch das Käppchen gegebene Form beibehalten. Früher oder später macht allerdings diesem Zustande eine Einklemmung im Käppchen, oder ein Abstreifen des Käppchens ein Ende. Im ersten Falle stellt die Wurzel ihr Längenwachsthum völlig ein, im zweiten gleicht sie die durch das Käppchen erzeugte Biegung langsam aus und nähert sich mehr oder weniger der normalen Gestalt. Ich sah einigemal die Wurzeln 24 Stunden hindurch bei 28° C. ohne Abstreifen des Käppchens weiter wachsen, und der Zuwachs während des Versuches betrug trotz Gegenwart des Käppchens in dieser Zeit 18—20 mm.
3. Das Längenwachsthum wird von den Glaskäppchen, falls keine Einklemmung erfolgt, in erheblichem Grade nicht beeinflusst. Messbar ist die Verminderung des Längenwachsthums an Käppchenwurzeln gegen die Norm nur in längeren Zeiträumen bei höherer Temperatur. Sie ist aber auch da gering. In den meisten Fällen stellt sich als durchschnittlicher 24stündiger Zuwachs bei 27—28° C. 13—14 mm heraus, während er an normalen Wurzeln 15,5—17 mm beträgt. Das oben genannte Beispiel von 18—20 mm Zuwachs ist ein ausnahmsweises Vorkommniss.

Es lehren somit die angeführten Versuche, dass richtig angefertigte Glaskäppchen keine Bedingungen schaffen, welche die nothwendigen Voraussetzungen für die folgenden Experimente mit geotropischer Reizung von Käppchenwurzeln stören.

b) Versuche an vertical aufgestellten Käppchenwurzeln.

Alle einschlägigen Versuche wurden in der Weise eingeleitet, dass die in Glaskäppchen eingewachsenen Wurzeln von ihrer

Fixirung an den Korken befreit und in Bezug auf richtiges Sitzen des Käppchens genau geprüft wurden; darauf wurden sie im absolut feuchten Raume an einem Korkgestelle unter einer Glasglocke vertical angebracht.

Die horizontal abgelenkten Wurzelspitzen sahen alle nach derselben Richtung (gegen das Gestell gerichtet). Die Temperatur war constant 27° C., im dunklen Heizschranke.

Die Objecte wurden noch vor ihrem Anbringen in verticaler Lage einmal sammt ihrem Käppchen, dann nach Beseitigung des Käppchens genau in natürlicher Grösse in einer bestimmten Ansicht abgezeichnet, dann das Käppchen wieder aufgesetzt, und die beschriebene Behandlung eingeleitet.

Das Abzeichnen geschah mit dem von v. Tubeuf[1]) kürzlich beschriebenen Zeichenapparate, welchen ich für diese und ähnliche Zwecke, wo es auf möglichst genaue Wiedergabe von Objecten in genau bestimmter Grösse ankommt, wärmstens anempfehlen kann. Auf einem Arbeitstische war das auf dem soliden Stativ befestigte Zeichenprisma, sowie ein Universalgestell mit einem daran angebrachten Kork zum Befestigen der abzuzeichnenden Objecte unverrückt so aufgestellt, dass der Abstand des Prismas vom Objecte 23 cm betrug. Diese Entfernung entspricht in der Zeichnung genau der natürlichen Grösse. Ich controllirte überdies häufig mit dem Messzirkel, ob die Zeichnungen genau naturgross seien. So entsprechen meine Figuren vollständig den natürlichen Verhältnissen der Objecte und es können beliebige Dinge an der beigegebenen Tafel durch nachträgliches Abmessen nachgeprüft und festgestellt werden.

Die meisten Versuche wurden mit *Lupinus albus* angestellt; die Figuren der Tafel beziehen sich ausschliesslich auf diese Pflanze.

Die Objecte wurden in Zwischenräumen von durchschnittlich einer Stunde genau angesehen und gezeichnet, um die Veränderungen successive festzustellen.

Bezüglich der auftretenden Veränderungen an den Wurzeln habe ich vor Allem nachdrücklichst zu betonen, dass ich niemals und unter keinen Umständen Wachtel's Krümmung an den Objecten auftreten sah. Ich muss es als völlig ausgeschlossen betrachten, dass solche Erscheinungen, wie sie Wachtel angiebt, unter den gesetzten

1) Bakteriolog. Centralbl., II. Abth., 1899.

Versuchsbedingungen auftreten können. Wir haben ja in einem vorhergehenden Abschnitte andererseits Bedingungen aufgefunden, unter denen Wachtel's Beobachtungen leicht wiederholt werden können.

Ich kann dagegen auch auf Grund zahlreicher neuer Versuche meine in den „Untersuchungen über Geotropismus" 1895 aufgestellte Behauptung aufrecht erhalten, dass unter Erfüllung bestimmter Bedingungen an den vertical gerichteten Käppchenwurzeln oberhalb des Käppchens nach Verlauf einiger Zeit eine Krümmung erscheint, welche die Wurzelspitze vertical abwärts richtet und mit vollem Rechte als geotropische Krümmung angesehen werden muss. Die folgende Darstellung soll diese Behauptung ausführlich belegen.

Im Voraus muss ich aber bemerken, dass die in Rede stehende Erscheinung aus verschiedenen vollständig bekannten Gründen sehr häufig entweder gar nicht oder unvollständig auftritt, jedoch immer wieder neu in einer Reihe von Versuchen und regelmässig wieder erscheint, dass sie a priori nicht als zufälliges Ereigniss zu betrachten ist; dazu kommt noch, dass auch die in anderer Weise verlaufenden Versuche ausnahmslos unvollendete Stadien des erwähnten Ergebnisses bilden, und dass ein Zusammenhang aller dieser Vorkommnisse durch die Versuche ausser Zweifel gestellt ist.

Wenn man absieht von den Fällen von Einklemmung in das Käppchen, in Folge zu starken Einwachsens in den horizontalen Käppchenschenkel, die natürlich unbrauchbar gewordene Objecte darstellen, so scheitern die nicht zur beschriebenen Krümmung führenden Versuche häufig daran, dass das Käppchen vorzeitig, aber zu verschiedener Zeit bei verschiedenen Objecten abgestreift wird.

Ueberlegt man genau, unter welche Bedingungen das Präparat gestellt ist und wie es unbedingt dagegen reagiren muss, so erscheint die eben erwähnte Störung sehr in den Bereich der Möglichkeit gerückt, und a priori wahrscheinlicher als die Vollendung der geotropischen Krümmung ohne Abstreifen des Käppchens.

Fig. 21 (Taf. VIII) zeigt das Aussehen eines richtig hergestellten Wurzelpräparates nach vollendetem Einwachsen in das Glasköppchen. Die Biegung ist etwas weniger als 2 mm vom Vegetationspunkt entfernt, sehr scharf winklig ausgeführt und alterirt im Uebrigen in keiner Weise die Formverhältnisse der Wurzel. Was ist nun die allererste Veränderung des mit dem Käppchen versehenen Präparates nach Aufstellung in verticaler Lage im feuchten Raume? 1/2 bis 1 Stunde nach Versuchsbeginn bemerkt man äusserlich ohne



Abnehmen des Käppchens auch bei der angewendeten höheren Temperatur nichts abweichendes an den Präparaten. Zieht man das Käppchen ab, so beobachtet man aber an dem abgebogenen Spitzentheile deutlich vor der Biegungsstelle den leichten Anfang der geotropischen Krümmung. Daneben aufgestellte Präparate, deren Käppchen nach vollendetem Einwachsen in dasselbe beseitigt worden waren, zeigten mir zur gleichen Zeit ganz analoge Veränderungen. Dieser Beginn der geotropischen Krümmung ist überall gleich, auch horizontal daneben aufgestellte normale Wurzeln weisen dieselbe Erscheinung gleichzeitig auf. Wir können somit behaupten, dass der in der Nähe der Wurzelspitze zuerst auftretende Krümmungsbeginn durch das richtig angefertigte und richtig angebrachte Glaskäppchen nicht beeinflusst wird, sondern normal von Statten geht. Die Spitze liegt ja ziemlich frei im Käppchen, und hat selbst in dem Falle, dass sie der (bei horizontaler Spitzenstellung) unteren Wand des Käppchens aufliegt, Gelegenheit, sich schwach bogig aufzurichten, wie es sich geotropisch krümmende Wurzeln auf eine horizontale feste Unterlage gelegt ebenfalls ausführen.

Diese Vorgänge schreiten unter allen Umständen einem Ausgleiche der durch das Käppchen gegebenen Biegung voran. Es ist nun bereits die Tendenz gegeben, dass sich an der oberen und unteren Flanke eine Wachsthumsdifferenz äussert, und diese Vorgänge müssen sich, wie zu erwarten steht, nun alsbald auch an der Biegungsstelle der Käppchenpräparate äussern. Dieser Voraussetzung entspricht nun in der That das, was man an den vertical stehenden Käppchenwurzeln 1—2 Stunden nach der Aufstellung des Versuches wahrnimmt. Zieht man die Käppchen von den Präparaten herab, so kann man fast immer beobachten, dass die Wurzelspitze mehr oder weniger ausgeprägt S-förmig gestaltet ist (Fig. 22); die durch das Käppchen bedingte Krümmung ist etwas weniger scharf geworden, und die Wurzel besitzt entsprechend dem beschriebenen geotropischen Reactionsbeginn eine leichte entgegengesetzt gerichtete Biegung in den vordersten 2 mm. In diesem Stadium geschieht es nun sehr häufig, dass das Käppchen abgestreift wird, was nach dem Gesagten auch leicht verständlich ist. Die Wurzel sucht normal abwärts zu wachsen, vermindert durch den geotropischen Reactionsbeginn um ein Geringes den horizontal künstlich abgebogenen Theil, und sucht durch ihren Geotropismus die künstliche Biegung auszugleichen. Es ist auch ohne Weiteres

verständlich, dass das Organ jetzt gegen einen gewissen Widerstand des gebogenen Käppchens arbeitet, welchen sie durch die erwähnte Action zu beseitigen trachtet. Dies gelingt nun den Wurzeln früher oder später in vielen Fällen thatsächlich, und das Käppchen wird herabgestreift; man findet nach einiger Zeit (Fig. 23 Taf. VIII stellt ein Präparat dieser Art drei Stunden nach Versuchsbeginn dar), die Wurzelspitze ziemlich scharf nach abwärts gebogen, an ihr hängt noch lose das Käppchen, die künstlich ertheilte Biegung ist noch wenig verändert. Letztere ist auch noch sehr lange Zeit (um so länger, je später das Abstreifen erfolgt) nach Abstreifen des Käppchens fast in demselben Zustande erhalten; selbst wenn der verticale neue Zuwachs 2 cm lang geworden ist. Es ist dann zuletzt natürlich diese Biegungsstelle so gut wie fixirt, nachdem sie fast vollständig aus dem Gebiete des Längenwachsthums herausgerückt ist. Daraus ist zu ersehen, dass sich das Maximum des Längenwachsthums viel rascher nach vorn schiebt, als dass der Krümmungsausgleich Schritt halten könnte.

So lange es den Käppchenwurzeln nicht gelingt, das Käppchen herabzuschieben, sind sie gezwungen, sich den Verhältnissen zu accommodiren, und unter dem Widerstande des Käppchens weiter zu wachsen. Der weitere Verlauf der Versuche zeigt, dass hiermit keine bedeutende Verringerung des Längenwachsthums verbunden ist, obwohl die Wurzel an der Biegungsstelle gerade an der Concavseite der künstlichen Biegung in Folge der geotropischen Reizung ein stärkeres Wachsthum anstrebt, als an der convexen, unteren Seite der Käppchenbiegung. Untersucht man die Objecte etwa drei Stunden nach der Aufstellung, so ist in der Regel die Stellung der in das Käppchen eingewachsenen Spitze, falls kein Abstreifen stattfindet oder stattzufinden droht, schon äusserlich eine andere, als früher. Der früher horizontal gerichtete Schenkel ist schräg abwärts geneigt, und man beobachtet überdies knapp oberhalb des Käppchens eine leichte Biegung der Wurzel, entgegengesetzt gerichtet der durch das Käppchen erzeugten Spitzenablenkung (Fig. 24 Taf. VIII). Streift man das Käppchen von der Wurzel herunter, so ist eine deutliche S-Form der Wurzel erkennbar, deren obere Schleife knapp oberhalb des Käppchens liegt, theilweise auch in den oberen Käppchenschenkel hineinreichen kann, während die untere Schleife von der ertheilten künstlichen Biegung herrührt. Auch in diesem Stadium streifen noch viele Wurzeln ihre Käppchen herunter, und man findet oft

23. 32. 33. 45. 12.

1. 11. 46. 13.

14. 39. 6. 27. 28. 29.

17. 42.

18. 43. 40.

20. 41.

42. 43.

Czapek gez.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Präparate, welche die eben hervorgehobenen Krümmungen zeigen, und an der sich vertical stellenden Spitze nur mehr lose das Käppchen tragen. Die Krümmung oberhalb des Käppchens ist eine geotropische, wie man voraussetzen darf: 1. wegen der Lage ihrer Convexität an jener Flanke, welche der oberen Spitzenflanke zur Zeit von deren Horizontallage entspricht, diese Flanke ist aber hier die untere; 2. wegen der Coincidenz der Distanz zwischen dieser Krümmung und der Spitze (= 4—5 mm) und der Distanz von Krümmungsmaximum und Spitze bei horizontal aufgestellten Controllwurzeln, welche zur selben Zeit ebenfalls etwa 4—5 mm beträgt.

Vier Stunden nach Versuchsbeginn kann man nach günstigem Fortgange des Versuches bereits annähernd das Endresultat des Versuches beobachten, wie es in Fig. 25 Taf. VIII dargestellt ist. Knapp oberhalb des Käppchens befindet sich eine fast rechtwinkelige geotropische Krümmung, wodurch die Spitze in ihre normale Verticallage gebracht wurde.

Es ist also thatsächlich der von mir beschriebene Versuchseffect realisirbar und theoretisch aus den gegebenen Bedingungen ableitbar.

Ich brauche erst nicht hinzuzufügen, dass man nicht zur Erklärung meiner Resultate auf die von Wachtel erwogene, jedoch ganz undenkbare Möglichkeit einer Verschiebung der geotropischen Krümmungszone zu verfallen braucht. Die geotropische Krümmung nimmt ihren Fortgang wie sonst, und kann trotz des Käppchenwiderstandes die angegebenen Erscheinungen sehr wohl in's Leben treten lassen, ohne sich mit irgend einer pathologischen Nebenwirkung zu combiniren.

Beobachtet man die Wurzeln weiter, so kann man constatiren, dass auch nach Vollziehung der beschriebenen geotropischen Krümmung der Versuch den Voraussetzungen entsprechend weiter verläuft.

Fig. 26 Taf. VIII zeigt eine *Lupinus*-Wurzel, welche um $1\,{}^1/_4\,^h$ p. m. in das Käppchen eingewachsen war. Bei 14° C. im Dunkelschranke im feuchten Raume aufgestellt, zeigte sie um $7\,^h$ p. m. unverkennbar den Beginn der geotropischen Krümmung oberhalb des Käppchens, vollendete dieselbe während der Nacht, und bot am folgenden Tage $9\,^h$ a. m. das Bild, welches die Figur wiedergiebt. Das Krümmungsmaximum ist nun mindestens 1 cm von der Spitze entfernt; eine horizontal gewachsene Wurzelstrecke trennt

dasselbe von der durch das Käppchen erzeugten Biegung und repräsentirt offenbar den Zuwachs nach vollstreckter Krümmung. Die Wurzel musste auch so weiterwachsen, nachdem eine geotropische Reizung der Spitze bereits ausgeschlossen war. Das Käppchen stand übrigens jetzt im Begriffe, abgestreift zu werden.

Ein verwandtes Stadium stellt auch die von Wachtel mit Zweifel aufgenommene Fig. 2 meiner ersten Arbeit dar. Die Lage des Krümmungsmaximums hängt wie stets, so auch hier von dem zeitlichen Abstand von Krümmungsvollendung und Beobachtung ab, und es ist selbstverständlich ausgeschlossen, an einen Einfluss des Käppchens auf die Lage der geotropischen Krümmung zu denken.

Die Versuche längere Zeit weiter zu verfolgen, gelang mir nicht. Nach 30—48 Stunden waren alle Präparate entweder durch Abstreifen des Käppchens oder nachträgliche Einklemmung in das Käppchen verändert worden, und diese beiden Eventualitäten scheinen nach dieser Zeit unausweichlich einzutreten.

Als Resultat der Beobachtungen an vertical aufgestellten Käppchenwurzeln kann ich somit nur den Satz formuliren, dass sich die verticalen Käppchenpräparate geotropisch oberhalb des Käppchens, der Käppchenbiegung entgegengesetzt, krümmen, bis die Wurzelspitze ihre normale Situation wieder erreicht hat.

Gehen auch zahlreiche Versuchsobjecte vorzeitig durch Abstreifen des Käppchens verloren, so zeigen doch auch die Beobachtungen an diesen, dass die Deutung der gelungenen Versuche die richtige war.

c) Versuche an horizontal aufgestellten Käppchenwurzeln.

Nach den Erfahrungen, welche man in den eben beschriebenen Versuchen mit Käppchenwurzeln in verticaler Aufstellung sammelt, scheint es a priori vielleicht, als ob wir ungestörtere Resultate zu erwarten hätten, wenn man die Wurzeln horizontal mit vertical abwärts gerichteter Spitze aufstellt, sodass im Falle einer auf die Spitze beschränkten Perceptionsfähigkeit die geotropische Reizung mit allen ihren richtenden Folgen für das Wachsthum des Organs vermieden wird. Solche Versuche sind jedenfalls sehr wesentlich in der Untersuchung unserer Fragen. Weniger wesentlich sind jene Experimente an horizontal gerichteten Wurzeln, wobei die

Spitze seitlich rechtwinkelig abgelenkt ist und horizontal steht, oder bei welchen die Wurzelspitze vertical aufwärts gerichtet erscheint.

Auch für alle diese Versuche muss ich hervorheben, dass unter den von mir gebotenen Bedingungen niemals eine Erscheinung auftrat, welche als Wachtel'sche Krümmung hätte aufgefasst werden müssen, oder bei welcher auch nur an die Möglichkeit einer solchen Krümmung zu denken gewesen wäre.

Die Versuchseinrichtung war vollkommen analog derjenigen, die ich bei Behandlung der Versuche mit verticalen Wurzeln beschrieb, und der typische Verlauf der Experimente war ausnahmslos folgender: So lange die Käppchen auf den Wurzeln richtig sassen, benahmen sich die mit vertical abwärts gerichteter Spitze aufgestellten Wurzeln nicht anders, als die Käppchenwurzeln auf dem Klinostaten, deren Verhalten wir oben kennen gelernt haben. Sie verlängerten sich in horizontaler Richtung annähernd ebenso stark, wie normale Controllwurzeln und änderten ihre Form hierbei nicht. Ein geotropischer Reizerfolg war niemals trotz ihrer Horizontalstellung ausgeprägt. Nahm ich das Käppchen an solchen Wurzeln ab, so konnte ich bei der angewendeten Temperatur von 27° C. nach 5—6 Stunden in der Regel eine messbare Verlängerung des verticalen Spitzentheiles beobachten, die dann fortschritt, ohne dass eine Ausgleichung der künstlichen Biegung vorher erfolgte.

Auch diese Versuche enden früher oder später durch Abstreifen des Käppchens oder Einklemmung in der Käppchenbiegung. Der letztere Fall trat in meinen Versuchen hier sogar häufiger auf, als bei den verticalen Käppchenwurzeln, und es mag dies wohl mit dem Angreifen des Geotropismus und dem Festhalten der Spitze durch denselben in der verticalen Lage im Zusammenhange stehen.

Wachtel lenkt die Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, dass an horizontal gestellten Wurzelpräparaten der Autotropismus richtend wirksam sein könne, indem er bestrebt sein müsse, die künstlich erzeugte Biegung auszugleichen. Tritt der geotropische Reizerfolg dann ebenfalls hervor, so müsste die Wurzel eine Art S-Form annehmen. Bei rasch und prompt geotropisch reagirenden Wurzeln fand ich diese Möglichkeit nie realisirt; wohl muss ich jedoch zugestehen, dass an schlecht geotropisch reagirenden Wurzeln (nach dem Zeugnisse ihrer Controllexemplare beurtheilt), und bei früh-

zeitigem Abstreifen der Käppchen wirklich manchmal bajonettförmige Wurzelbiegungen in horizontaler Richtung zu Tage traten, welche aus der künstlichen Biegung und einer autotropischen Krümmung bestehen; erst dann senkte sich die Spitze allmählich geotropisch herab. Dies ist jedoch bei gut geotropisch reagirenden Objecten nicht zu beobachten.

In meiner ersten Arbeit gab ich an, dass die horizontal gestellten Käppchenwurzeln 2—3 Tage mit Käppchen, 1—2 Tage ohne Käppchen, ohne Formänderung weiterwachsen. Dies gilt nicht, wenn die Temperatur eine höhere ist, denn ich muss hinzusetzen, dass die Versuche, um die es sich damals handelte, in den kühlen Frühlingsmonaten bei Zimmertemperatur angestellt wurden und sich auf relativ niedrige Temperaturen beziehen. Die oftmalige Wiederholung der Versuche in späterer Zeit erwies mir, dass das Ende des Experimentes durch Abstreifen des Käppchens oder Einklemmung vor Ablauf von 48 Stunden sicher zu erwarten ist, sobald die Versuchstemperatur unter 16° C. nicht herabsinkt. Wie oben erwähnt, ist nach Beseitigung des Käppchens die Verlängerung der abgebogenen Spitze bei günstigen Temperaturen schon nach wenigen Stunden merklich, und insofern bedürfen meine früheren zu allgemein gehaltenen Angaben einer Correctur.

Als gesicherte Thatsache darf ich nach allen bisher von mir angestellten Versuchen betrachten, dass horizontal, mit vertical abwärts gekehrter Spitze aufgestellte, Käppchenwurzeln in horizontaler Richtung eine Zeit hindurch unverändert weiter wachsen können, dabei keine geotropische Krümmung erleiden, und auch sonst nicht von der geraden Wachsthumsrichtung abweichen.

Trotz der relativ geringen Beeinflussung des Längenwachsthums dieser Wurzeln durch die Application des Glaskäppchens darf man natürlich nicht ohne Weiteres für sich allein den negativen Erfolg der Versuche in Bezug auf Erscheinen einer geotropischen Krümmung im Sinne meiner Auffassung von der Function der Wurzelspitze verwerthen. Es ist immerhin der mechanisch wirksame Einfluss des Käppchens als Wachsthumswiderstand auch für den Geotropismus nicht ausser Acht zu lassen, und Wachtel's Versuche haben direct gezeigt, dass unter gewissen Verhältnissen der Geotropismus der Wurzeln sich nach aussenhin nicht im mindesten äussert. Aber im Zusammenhange mit den positiven Ergebnissen an vertical gestellten Wurzeln kann man das Nichtauftreten einer geotropischen Krümmung an den horizontalen Präparaten nicht

anders auffassen, als ich es in meiner ersten Arbeit that: als bedingt durch den Wegfall einer geotropischen Reizung der Wurzelspitze. Ich muss nach wie vor die Localisation der geotropischen Sensibilität auf die Wurzelspitze als eine experimentell feststehende Thatsache betrachten.

Mit Rücksicht auf einige (oben wörtlich citirte) Einwände Wachtel's habe ich die Versuche an horizontalen Käppchenwurzeln mit seitlich abgelenkter und mit aufwärts gerichteter Spitze nochmals wiederholt und muss mich neuerdings dahin äussern, dass auch hier das Bestreben der Wurzel vorwaltet, ihre Spitze vertical zu orientiren. Wachtel's Krümmungen im Sinne der Käppchenbiegung sind auch hier unter Einhaltung der von mir beschriebenen Versuchsbedingungen niemals zu beobachten gewesen. Zu bemerken ist für alle diese Versuche, dass in Folge der gleichzeitigen geotropischen Reizung der in das Käppchen eingeschlossenen Spitze die Widerstände, welche beim Wachsen überwunden werden müssen, hier relativ bedeutend sind, und die Versuche a priori nicht so beweiskräftig sind, wie die vorher beschriebenen Experimente an verticalen Wurzeln und mit abwärts gekehrter Spitze horizontal gestellten Präparaten.

Ich gebe auch zu, dass es hier manchmal schwer hält, zu sagen, ob die aufgetretene Krümmung, weil sie eben die Spitze in Verticalstellung geführt hat, als geotropische aufzufassen ist, oder ob sie in anderer Art zu deuten ist. Mit Rücksicht auf die in anderen Stellungen der Präparate erzielten sicheren Ergebnisse ist es aber das Wahrscheinlichste, dass es sich auch hier um geotropische Krümmungen handelt, ohne dass ich den in Rede stehenden Versuchen selbstständige Beweiskraft zuzuschreiben brauche.

5. Eine neue Art des Nachweises der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze.

Ich möchte zum Schlusse meiner Auseinandersetzungen noch eine Modification meiner Käppchenmethode mittheilen, welche vielleicht in mancher Hinsicht die bisher von mir publicirten Käppchenversuche in wünschenswerther Weise ergänzt. Bei der im Voranstehenden beschriebenen Methode wurden zwar zum ersten Male traumatische Einflüsse als störender Factor beim Nachweise der geotropischen Spitzensensibilität vollständig beseitigt, andererseits

den Geotropismus hemmende, mechanische Momente, wie sie Wachtel nicht überwinden konnte, umgangen; es bleiben jedoch noch die Nachtheile zurück, dass der Versuch häufig durch Abstreifen des Käppchens oder Einklemmung der Spitze in der Käppchenbiegung ein vorzeitiges Ende findet, ferner der Einwand, dass das auf den Wurzeln verbleibende Käppchen in sonstiger Weise störend eingreifen könnte.

Um auch diese Nachtheile zu vermeiden und stricte die Localisation der Sensibilität auf die Wurzelspitze ohne Gefahr eines Misslingens der Versuche zu beweisen, schlug ich noch folgenden Weg ein.

Die Wurzeln wurden vorschriftsgemäss zum Einwachsen in passende Glasküppchen gezwungen, sodann in ihrer Fixirung eine bis mehrere Stunden hindurch in verschiedener Stellung dem normalen Einflusse der Schwerkraft überlassen, hierauf von allem, auch vom Käppchen befreit und auf dem Klinostaten in Rotation versetzt, um zu sehen, ob an diesen Objecten irgend eine geotropische Nachwirkung ersichtlich wird.

Es ist klar, dass eine Wurzel, die in horizontaler Stellung mit abwärts gekehrter Spitze hinreichend lange Zeit exponirt würde, im Falle einer ausschliesslich auf die Spitze beschränkten geotropischen Sensibilität keine Nachwirkung erkennen lassen dürfte, während eine solche erscheinen müsste, falls der horizontal gestellt gewesenen Region der Wurzel auch nur ein wenig geotropisches Perceptionsvermögen zukäme.

Ebenso ist zu erwarten, dass eine Wurzel nach Exposition in vertical abwärts gerichteter Lage mit seitlich horizontal abgelenkter Spitze geotropische Nachwirkung zeigen muss, falls der Spitze geotropische Sensibilität zukommt — obgleich die Wachsthumszone gar nicht geotropisch gereizt werden konnte.

Auch alle anderen Stellungen lassen sich in dieser Weise studiren: immer müsste sich die Wurzel im Sinne der auf die Spitze ausgeübten Induction krümmen, falls die Spitze Sitz der geotropischen Sensibilität ist.

Diese Methode lässt ebenso, wie die zuerst beschriebene die Möglichkeit zu, Spitze und Wachsthumszone gesondert geotropisch zu reizen; sie setzt keine Behinderung irgendwelcher Art, wenn die Wurzel die als Reagens dienende geotropische Nachkrümmung ausführen soll, und schafft absolut gleiche Bedingungen für alle möglichen in Betracht kommenden Versuche. Die Experimente gehen

auch vollkommen glatt und gleichförmig von Statten, sobald man mit tadellos hergestellten Präparaten arbeitet, und können als neue Bestätigung der Lehre von der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze dienen.

Ich begnüge mich damit, für jede Stellung der Wurzelpräparate einen Versuch anzuführen, da man stets den typisch gleichen Befund erhält.

Verticale Stellung des Präparates mit horizontaler Ablenkung der Wurzelspitze.

Zwölf gleiche gesunde Lupinenkeimwurzeln wurden genau in der oben angegebenen Weise mit Korkfixirung in Glaskäppchen montirt. Sie kamen um $1\,{}^1/_4{}^h$ p. m. auf den Klinostaten bei constanter Temperatur von 29° C.; das Einwachsen war um $4\,{}^3/_4{}^h$ p. m. beendet. Fig. 32 giebt das Aussehen einer solchen Wurzel (nach Abziehen des Käppchens) wieder. Die Präparate wurden genau in Naturgrösse abgezeichnet, neuerdings auf ihren Korken unbeweglich fixirt, und nun im Brutschranke bei 27° C. im absolut feuchten Raume von 5^h p. m. bis $7\,{}^1/_4{}^h$ p. m. mit vertical abwärts gerichteter Wachsthumszone und horizontaler Spitze aufgestellt. Um $7\,{}^1/_4{}^h$ p. m. wurden die Wurzeln von Kork und Käppchen befreit. Letztere liessen sich ohne Anwendung von Gewalt abnehmen. Nun rotirten die Wurzeln bis 8 Uhr früh des anderen Tages bei 29° C. constanter Temperatur im feuchten Raume auf dem Klinostaten.

Das typische Resultat giebt Fig. 33 wieder, an der auch die Wachsthumsverhältnisse genau zu erkennen sind. Wie ersichtlich, war eine sehr deutliche geotropische Nachwirkung nach der isolirten Spitzenreizung aufgetreten. Die künstlich aufgezwungene Biegung war zu dieser Zeit nur wenig verringert gewesen. Die Fig. 34—36 beziehen sich auf einen ganz analogen Versuch mit zweistündiger Induction und illustriren das Aussehen des Präparates, $2\,{}^1/_2{}^h$, 6^h und $19\,{}^1/_2{}^h$ nach Aufhören der geotropischen Reizung.

Präparat horizontal mit vertical abwärts gerichteter Spitze.

Zwölf Lupinenkeimwurzeln waren nach 3 stündiger Rotation auf dem Klinostaten bei 29° C. tadellos in Glaskäppchen eingewachsen, und wurden nun mit ihren Korken und Käppchen so im feuchten

Raume bei 27 ° C. aufgestellt, dass die Wachsthumszone horizontal stand, während die Spitze vertical abwärts sah. Nach zweistündiger Exposition wurden sie von den Käppchen befreit auf den Klinostaten gebracht, woselbst sie bei 29 ° C. rotirten. Fig. 37 Taf. VIII zeigt den typischen Zustand der Präparate 3½ Stunden später, Fig. 38 6 Stunden später, Fig. 39 18 Stunden später. Die künstlich durch das Käppchen hervorgebrachte Biegung glich sich wie man aus der Zeichnung sieht, allmählich aus, der neue Zuwachs setzte sich geradlinig an die im weiteren Käppchenschenkel eingeschlossenen Partien an, und von einer geotropischen Nachwirkung war keine Spur zu sehen. Fig. 40 zeigt das Aussehen einer nicht geotropisch inducirt gewesenen Controllwurzel, welche vollkommen dasselbe Bild wiedergiebt.

Es reicht also die blosse Induction der Wachsthumsregion nicht aus, um eine geotropische Nachwirkung zu erzielen. Die Streckungszone, 2 mm hinter dem Vegetationspunkt beginnend, kann daher keine geotropische Sensibilität besitzen.

Reizt man hingegen an horizontal gestellten Präparaten gleichzeitig mit der wachsenden Zone auch die Wurzelspitze geotropisch, so wird stets ein Nachwirkungserfolg ausgelöst.

Fig. 41 zeigt ein Käppchenpräparat, welches zwei Stunden lang bei 27 ° C. im feuchten Raume horizontal gerichtet mit aufwärts vertical gestellter Spitze geotropisch inducirt worden war, sechs Stunden nach Aufhören der Reizung und ebensolanger Rotation auf dem Klinostaten bei 28 ° C. Die Nachwirkung ist deutlich ausgeprägt. Stellt man die Spitze seitlich rechts oder links in horizontale Lage auf, so wird gleichfalls der Induction entsprechend eine Nachwirkung ausgelöst. Die Krümmung ist stets so ausgebildet, wie sie die geotropische Reizung der Spitze verlangt. Es ist demnach ausschliesslich die Wurzelspitze bei der geotropischen Reizung der orientirende Factor.

Schräge Stellungen der Präparate.

Es besteht noch die Möglichkeit, Versuche anzustellen, in denen die Wachsthumszone schräg abwärts oder schräg aufwärts gestellt geotropisch inducirt wird, während in beiden Fällen die rechtwinklig abgebogene Wurzelspitze ihrerseits eine grosse Anzahl schräger und horizontaler Stellungen im Raume gleichzeitig ein-

nimmt. Das allgemeine Resultat solcher Versuche, die im Wesentlichen keine neue Thatsache kennen lehren, ist die Entstehung einer deutlichen Nachwirkungskrümmung, sobald die Schrägstellung der Spitze mehr als 40° von der Verticalen abweicht. Die Stärke der Nachkrümmung ist verschieden, sie ist aber immer umso grösser, je grösser der Winkel war, den die Spitze während ihrer Induction mit der Normalstellung bildete, und hängt ausschliesslich von der Inductionsstellung der Spitze, nicht von derjenigen der darüber liegenden Region ab.

Controllversuche ohne geotropische Induction.

Zur Beurtheilung der in den voranstehenden Versuchen gebotenen Bedingungen ist es nöthig, sich von dem Verhalten solcher Wurzeln zu überzeugen, welche nach vollendetem Einwachsen eine der anderen Orts angewendeten geotropischen Reizungsdauer entsprechende Zeit (2—3 Stunden) hindurch auf dem Klinostaten weiter rotirten, in ihrer Fixirung durch Kork und Käppchen, und dann vom Käppchen befreit ihrem Schicksal auf dem Klinostaten überlassen wurden. Fig. 40 Taf. VIII illustrirt das typische Aussehen solcher Präparate eine Zeit nach Aufhören der Fixirung. Die Wurzel war von $8^{3}/_{4}$ ^{h} bis $11^{1}/_{2}$ ^{h} a. m. in das Käppchen eingewachsen, dann bis $1^{1}/_{2}$ ^{h} p. m. in der Fixirung weiter rotirt worden, und war von $1^{1}/_{2}$ ^{h} p. m. bis $8^{3}/_{4}$ ^{h} a. m. des folgenden Tages frei auf dem Klinostaten weiter rotirt worden. Die constante Temperatur während des ganzen Versuches war 28° C. Man sieht die künstliche Biegung etwa zur Hälfte ausgeglichen, und kann feststellen, dass der neue auf dem Klinostaten hinzu entstandene Zuwachs sich geradlinig an den abgebogen gewesenen Spitzentheil anschliesst. Der Autotropismus äussert sich also in der früher von mir[1]) beschriebenen Art, und eine Krümmung war nie an solchen Wurzelpräparaten zu beobachten.

Für die hiemit beschriebenen Versuche sei schliesslich nur noch hervorgehoben, dass man die geotropische Reizung der fixirten Käppchenwurzeln nicht allzulange (über 3—4 Stunden bei 27° C.) fortsetzen darf, weil sonst in Folge der mechanischen Wachsthums-

---

1) Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 27, p. 322—323 (1895).

hemmung eine später zu erwartende Nachkrümmung verringert oder selbst aufgehoben werden kann.

Das Endresultat der Versuche, die nach der neuen Modification meiner Käppchenmethode angestellt werden, ist also eine volle Bestätigung meiner früher ausgesprochenen Ansicht, dass die Wurzelspitze allein das Organ der geotropischen Reizperception darstellt.

III. Abschnitt.

Schlussfolgerungen aus den bisher angestellten Versuchen über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze.

Aus den in der vorliegenden Mittheilung enthaltenen Darlegungen scheint mir demnach neuerdings die Richtigkeit der zuerst von Ch. Darwin behaupteten Ansicht von der Function der Wurzelspitze bei der geotropischen Reizung hervorzugehen, und ich kann, wenigstens vorläufig, keinen Einwand entdecken, welcher gegen die methodische Seite des Nachweises oder gegen die Theorie der Darwin'schen Lehre überhaupt mit Erfolg ins Treffen zu führen wäre. Im Besonderen musste ich zeigen, dass meine genaue Nachprüfung ergeben hat, dass die in jüngster Zeit von Wachtel besonders auf Grund negativer Erfolge geäusserten Zweifel gänzlich unbegründet sind, nachdem dieser Autor schwerwiegende technische Fehler in der angewendeten Methode nicht zu überwinden vermochte.

Ich muss daher mit der Localisation der geotropischen Sensibilität auf die Spitze der Wurzel als einer gesicherten Thatsache rechnen.

Zu Zwecken einer möglichst dem wirklichen Sachverhalt nahekommenden Auffassung möchte ich noch einige Bemerkungen anschliessen, die sich auf die Art der Vertheilung von Perception und Reaction bei geotropischer Reizung von Wurzeln beziehen.

Im Laufe der reizphysiologischen Untersuchungen innerhalb der beiden letzten Dezennien hat sich der Usus eingebürgert, von „Wurzelspitze“ und „Wachsthumszone“ zu sprechen, um damit die functionell verschiedenen Regionen zu bezeichnen. Manche litterarische Beobachtungen scheinen mir aber darauf hinzudeuten, dass diese an sich begründete Unterscheidung in Gefahr schwebt, schablonenhaft zu werden, und dass man leicht geneigt werden

könnte, mehr zu schematisiren, als es den natürlichen Vorkommnissen entspricht.

Die näheren Details der Vertheilung des Längenwachsthums der Wurzeln sind ja seit den classischen Untersuchungen von J. Sachs (1873) in erschöpfender Weise und allgemein bekannt geworden. Es besteht nicht der geringste Zweifel, dass auch die vordersten 2 mm der Wurzelspitze, die wir als Sitz der geotropischen Perception erkannt haben, unter allen Umständen einen nicht unerheblichen Zuwachs erfahren. Selbst die äusserste 1 mm lange Spitzenstrecke verlängert sich innerhalb relativ kurzer Zeiträume in messbarer Weise. Die unmittelbar über der 2 mm langen Spitzenregion gelegene 1 mm lange Wurzelstrecke verlängert sich jedoch entschieden am stärksten, und wir sehen diese Zone mit Recht als die Zone des maximalen Zuwachses der Wurzel an. Dieser Maximalzuwachs ist bereits oberhalb der geotropisch sensiblen Spitzenregion gelegen.

Diese sicher bekannten Verhältnisse schliessen es nicht aus, dass bezüglich der Vertheilung der geotropischen Perception und Reaction die Dinge etwas anders liegen, als aus manchen Darstellungen in der Litteratur hervorzugehen scheint.

Jede Beobachtung an geotropisch rasch reagirenden Wurzeln lehrt, dass die erste Spur einer geotropischen Krümmung in der äussersten Spitze der Wurzel auftritt. Die vorderste Millimeterstrecke der Wurzel, die meist einen schlanken Conus bildet, wird asymmetrisch, indem die untere Flanke des Conus gegen die obere verkürzt erscheint. Die erste deutliche leichte Krümmung hat ihr Maximum etwa 2 mm von der Haubenspitze entfernt. Man darf daher nicht sagen, dass sich die 2 mm lange Spitze der Wurzel an der geotropischen Reaction nicht betheiligt; auch haben die jüngsten Versuche Wachtel's mit beiderseits offenen Glaskäppchen direct gezeigt, dass die Wurzelspitze sofort geotropisch reagirt, sobald sie über den vorderen Rand des Käppchens etwas hervorgewachsen ist. Man darf hiebei aber nicht im Geringsten an einen Widerspruch mit dem Darwin'schen Nachwirkungsversuch denken, wenn die darüberliegende Zone sich nicht geotropisch krümmt (vgl. Rothert's Referat in Bot. Ztg. 1899, II. Abth. Sp. 227).

Die Stärke der Krümmung, d. h. die Länge des Krümmungsradius, innerhalb der 2 mm langen Wurzelspitze ist abhängig von der Schnelligkeit der Reaction, wenn wir die Geschwindigkeit des Längenwachsthums der Wurzel als constant annehmen. Die

Krümmung wird umso schwächer sein, je langsamer die Reaction eintritt.

Es ist an diesem Verhältnisse das autotropische geradlinige Wachsthum der Wurzeln betheiligt, welches eine gleichzeitig auftretende geotropische Action umso undeutlicher macht, d. h. den Krümmungsradius der entstehenden Reizkrümmung umsomehr vergrössert, je längere Zeit zur Erzeugung einer genügend grossen Längendifferenz der oberen und unteren Flanke seitens des Geotropismus nöthig ist. Bei verschiedenen Objecten ist das Verhältniss zwischen Intensität der Krümmung und des geradlinigen Längenwachsthums verschieden und wir sehen deshalb die Krümmung der Wurzelspitze nicht überall gleich deutlich ausgeprägt.

Während die Wurzel sich geotropisch krümmend weiter wächst, rückt, wie Sachs zuerst in klarer Weise dargelegt hat, das Krümmungsmaximum allmählich von der Spitze bis in die nicht wachsende Zone vor, woselbst sich die Krümmung fixirt. Es ist daher die Lage des Krümmungsmaximums nur für ein gewisses Stadium der Reaction eine bestimmte, und wie Sachs bereits betonte, wäre es unrichtig, den Sitz der stärksten Krümmung in einer bestimmten Region der Wurzel anzunehmen. Für uns aber ist es hier wichtig, hervorzuheben, dass der Reactionsbeginn in sicher geotropisch sensiblen Partien der Wurzelspitze sichtbar wird, dass somit eine strenge Sonderung der sensiblen Zone und einer die Reaction ausführenden Zone auch bei der Wurzel nicht vorliegt. In einer Entfernung von 2 mm vom Wurzelende (es treten daselbst die Zellen in das Stadium der starken Streckung ein) beginnt offenbar erst die Sensibilität zu erlöschen, während die Betheiligung an der Reactionskrümmung stärker hervortritt. Dass thatsächlich in diesem Altersstadium der Zellen die Actionsfähigkeit am intensivsten ist, geht wohl daraus hervor, dass trotz des starken Längenwachsthums in gerader Richtung die geotropische Krümmung daselbst am raschesten vor sich geht.

Es macht also eine jede Zelle der Wurzel zuerst ein Stadium durch, in welchem sie vorwiegend perceptorisch fungirt, ein weiteres, in dem sie vorwiegend motorisch und nur wenig perceptorisch thätig ist und schliesslich ein Stadium, in welchem sie sich an dem Reizvorgange ausschliesslich motorisch betheiligen kann.

Die bisher bekannten Thatsachen machen es aber unmöglich, sich den geotropischen Reizvorgang an der Wurzel einfach so vorzustellen, dass das Erscheinen der stärksten Krümmung oberhalb

der sensiblen Region der Spitze nur vom Emporsteigen des Reizes durch das successive erfolgende Längenwachsthum der Wurzel vermittelt wird, so dass dieselben Zellen, die in ihrer Jugend den Reiz percipirten, nun auch den Höhepunkt der Reaction durch ihre Thätigkeit hervorrufen. Damit steht die Beobachtung im Widerspruche, dass die geotropische Krümmung in der dritten Millimeterstrecke der Wurzel (von der Haubenspitze an gezählt) bereits aufzutreten beginnt, ehe noch die gereizte Wurzel seit Beginn der Exposition einen Zuwachs von zwei Millimetern aufzuweisen hat. Man vergleiche hiezu Fig. 9c der bekannten Sachs'schen Abhandlung[1]). Diese sich krümmende Partie der Wurzel lag bereits zu Beginn der geotropischen Reizung oberhalb der sensiblen Spitzenregion. Schon deshalb ist eine anderweitige Fortleitung der geotropischen Reize aus der sensiblen Region nach oben hin anzunehmen. Im Vereine mit meinen beweisenden Versuchen geht auch aus dem bekannten, zuerst von Ciesielski ausgeführten und 1880 von Darwin in seiner Tragweite erkannten Nachwirkungsversuche an decapitirten Wurzeln mit absoluter Bestimmtheit die Nothwendigkeit der Annahme einer Reizleitung aus den sensiblen Zellen in die darüberliegenden Wurzelpartien hervor. An der Richtigkeit der Anschauungen von Ch. und Fr. Darwin kann heute kein Zweifel mehr bestehen.

Eine gewisse Controlle der in dieser Arbeit niedergelegten Anschauung über die Vertheilung der geotropischen Sensibilität und Motilität in der Wurzel bieten uns die im Ganzen analogen Verhältnisse der phototropischen Sensibilität und Motilität in der Keimscheide der Gramineen. Dieselben sind relativ leicht und sicher zu eruiren und bieten nach den genauen und kritischen Untersuchungen Rothert's ein unzweifelhaftes Beispiel von dem Prävaliren der Sensibilität im Spitzentheile und dem Vorwiegen der motorischen Thätigkeit im Mitteltheile des Organs. Denken wir uns sowohl die wachsende Region als auch die sensible Zone stark gegen die Spitze der Keimscheide zusammengedrängt, so erhalten wir ein ziemlich getreues Abbild der geotropischen Processe in der Wurzel, bei welchen höchstens kein so allmähliches Erlöschen der Sensibilität in der motorischen Region zu constatiren ist, sondern ein relativ jähes Enden derselben in einer Entfernung von 2 mm von dem Vegetationspunkte. Es muss dahingestellt

---

1) In den „Gesammelt. Abhandlungen" Fig. 58.

bleiben, ob es nicht auch positiv geotropische Organe giebt, welche mit den Gramineenkeimscheiden noch mehr Aehnlichkeit hinsichtlich der Functionsvertheilung bei Reizbewegungen haben, als die Wurzeln.

Ich will mit den Hinweise schliessen, dass die zur Durchbrechung des Bodens bei der Keimung bestimmten Grascoleoptilen von den besprochenen Eigenschaften offenbar denselben biologischen Nutzen ziehen, wie die im Boden fortwachsenden Wurzeln. Der als Richtungsreiz wirkende Factor, sei es die Schwerkraft bei kleinen Ablenkungen der plastischen Wurzelspitze durch die im Wege stehenden Bodenpartikel, sei es das einseitig einfallende Licht beim Hervorwachsen des Graskeimlinges zwischen den die Erdoberfläche bedeckenden Bodenschollen, wird hier regelmässig auf die vordersten Spitzentheile zunächst wirken. Es entspricht vollständig der „Oekonomie der Natur“ und dem Zwecke, eine rasche Reaction einzuleiten, wenn der Reiz von der Spitze aus den motorischen Theilen zugeleitet wird, welche noch nicht unter dem directen richtenden Einflusse der Reizkraft stehen.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1—19. Reproduction von Figuren Wachtel's:

Fig. 1. Ein eben vertical aufgestelltes Käppchenpräparat.

Fig. 2. Dasselbe zwei Stunden nach Versuchsbeginn.

Fig. 3. Dasselbe $3^1/_2$ Stunden nach Versuchsbeginn.

Fig. 4. Dasselbe nach weiteren $3^1/_2$ Stunden.

Fig. 5. Dasselbe noch $16^1/_2$ Stunden später.

Fig. 6—11. Ein und dasselbe Käppchenpräparat in den verschiedenen Stadien der Krümmung.

Fig 12—13. Ein Präparat horizontal gestellt, eben nach der Aufstellung, und vier Stunden später.

Fig. 14—16. Derselbe Versuch an einer Wurzel, deren Käppchen bei Aufstellung des Experimentes abgenommen worden war.

Fig. 16—19. Der analoge Versuch mit dem Unterschiede, dass die Spitze aufwärts abgelenkt war.

Fig. 20—43 beziehen sich auf meine eigenen Versuche, alle Figuren in natürlicher Grösse mit dem Tubeuf'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 20. Fixirung der Wurzeln beim Einwachsen in die Käppchen.

Fig. 21. Ein fertiges Wurzelpräparat in verticaler Stellung.

Fig. 22. Dasselbe $1^1/_2$ Stunden nach Versuchsbeginn.

Fig. 23. Ein solches Präparat 3 Stunden nach der Aufstellung sein Käppchen abwerfend.

Fig. 24. Präparat mit beginnender geotropischer Krümmung oberhalb des Käppchens, 3 Stunden nach der Aufstellung.

Fig. 25. Präparat mit vollendeter Krümmung, 4 Stunden nach Aufstellung.

Fig. 26. Ein Präparat, 20 Stunden nach der Aufstellung.

Fig. 27—29. Die Hauptstadien desselben Versuches an einem und demselben Präparate.

Fig. 30—31. Käppchenpräparat in horizontaler Stellung unmittelbar bei Beginn des Versuches und 18 Stunden danach.

Fig. 32—33. Nachwirkungsversuch mit verticalen Käppchenwurzeln bei Beginn des Versuches und 18 Stunden später.

Fig. 34—36. Derselbe Versuch $2^1/_2$, 6 und $19^1/_2$ Stunden nach Beginn.

Fig. 37—39. Nachwirkungsversuch mit horizontalen Präparaten (Spitze nach unten gekehrt) $3^1/_2$, 6 und 18 Stunden nach Versuchsbeginn.

Fig 40. Käppchenpräparat ohne geotropische Induction nach Einwachsen vom Käppchen befreit und 19 Stunden auf dem Klinostaten rotirt.

Fig. 41. Käppchenpräparat horizontal mit aufwärts gerichteter Spitze inducirt. Nachwirkung nach 6 Stunden.

Fig. 42—43. Nachwirkungsversuch mit schräg gestellten Wurzeln, $2^1/_2$ und 16 Stunden nach Beginn.

Ueber basale Zweigverwachsungen bei *Cladophora* und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen.

Von

M. Nordhausen.

Mit Tafel IX.

Einleitung.

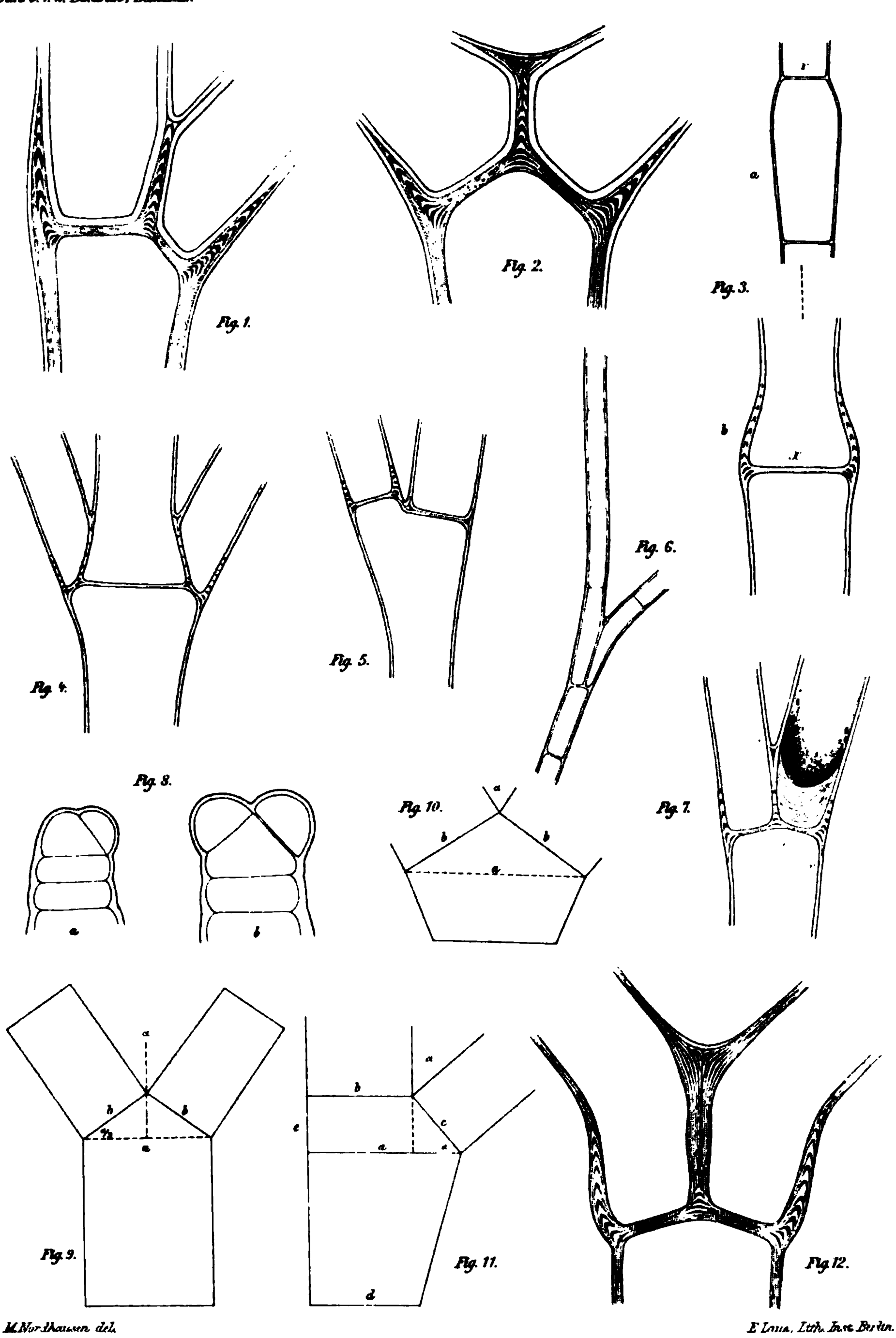
Die vorliegende Arbeit zerfällt ihrem Inhalt nach in zwei gesonderte Abschnitte, die, nach der Ueberschrift zu urtheilen, nur wenig Zusammenhang untereinander zu haben scheinen. Wenn sie unter einem fortlaufenden Titel in einer Mittheilung veröffentlicht werden, so bedarf es einer kurzen Rechtfertigung.

Während meiner Studien über die basalen Verwachsungen bei *Cladophora* stellte es sich als nothwendig heraus, auf ein die Verzweigungswinkel dieser Alge betreffendes Phänomen einzugehen. Hierbei konnte ich feststellen, dass dieselben Beobachtungen sich auch an anderen Algen (z. B. Florideen), theilweise sogar in weit einfacherer Weise, machen liessen. Nichts lag daher näher, als diese Fälle ebenfalls in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen, wobei es allerdings nicht vermieden werden konnte, dass der Zusammenhang mit dem ursprünglichen Thema sich lockerte und so eine fast selbstständige Studie daraus wurde. Indessen schien es mir zweckmässig, den Zusammenhang äusserlich zu wahren, wie ich auch häufiger Gelegenheit nehmen musste, in dem einen Abschnitte auf Stellen des anderen zu verweisen.

I. Ueber die basalen Verwachsungen von *Cladophora*-Zweigen.

In einer vor längerer Zeit erschienenen Arbeit hat L. Kolderup-Rosenvinge[1]) die Entwicklungsgeschichte gewisser basaler Verwachsungen zwischen Zweig und Stamm an mehreren Algen

1) Om nogle Vaextforhold hos Slaegterne *Cladophora* og *Chaetomorpha*. Botanisk Tidskrift Bd. 18, 1892, p. 29 ff.



M. Nordhausen del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

studirt. Die hierbei gewonnenen Resultate schienen mir jedoch, soweit sie sich auf *Cladophora* beziehen, in so mancher Hinsicht einer weiteren Prüfung zu bedürfen, dass ich die Gelegenheit eines längeren Aufenthaltes in Neapel, wo mir geeignetes Material aus dem mittelländischen Meere zur Verfügung stand, zu einer Nachuntersuchung dieser Frage benutzte. Im weiteren Verlaufe meiner Studien wurden diese nach meiner Rückkehr nach Berlin auch auf Süsswasser-Cladophoren ausgedehnt, namentlich mit Bezugnahme auf eine soeben erschienene Abhandlung von Brand[1]), auf die ich genauer einzugehen haben werde. Meine Zweifel an der Gültigkeit der Kolderup-Rosenvinge'schen Angaben erwiesen sich durch meine Beobachtungen auch gerechtfertigt; der Darstellung der letzteren sind die folgenden Zeilen gewidmet.

Bei einer nicht geringen Zahl hauptsächlich monosiphoner Algen können wir beobachten, dass die Seitenäste sich nicht immer direct an ihrer Ansatzstelle von dem Stamm oder Aste niederer Ordnung abzweigen, sondern ein kleineres oder grösseres Stück an letzteren entlang laufen und erst an einer höher gelegenen Stelle sich von dem Muttersproß trennen. Nach Rosenvinge[2]) haben wir in Bezug auf die Entstehungsweise dieser „basalen Verwachsungen" zwei völlig getrennte Fälle zu unterscheiden. Der eine findet seine Erklärung dadurch „que la cloison qui sépare le jeune rameau de l'article qui l'a produit, atteint la cloison transversale de l'axe mère un peu en dedans de son bord et que la partie de cette cloison transversale, qui appartient au rameau change peu à peu de direction, de sorte qu'elle finit par appartenir à la paroi longitudinale". Eine directe Verwachsung hat demnach (z. B. bei *Callithamnion*, *Ectocarpus* spec. etc.) nicht stattgefunden[3]); das von Anfang an vorhanden gewesene, gemeinsame Zellwandstück hat nur durch nachträgliche Streckung der beiden zugehörigen Zellen an Grösse zugenommen.

1) *Cladophora*-Studien: Bot. Centralbl. Bd. LXXIX. 1899. Heft 31 u. f.

2) l. c. Es mag an dieser Stelle bemerkt werden, dass sämmtliche Citate sich nur auf das sehr ausführliche, französische Referat am Schlusse des dänischen Textes beziehen.

3) Dies scheint auch für *Microdictyon umbilicatum* zu gelten, soweit ich es an frischem, doch hierzu nicht sehr günstigem Material beobachtet habe Vergl. Bitter, Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 202, 1899.

Ganz anderer Natur als die soeben besprochenen sind die Verwachsungen, wie sie bei den uns interessirenden Algen vorkommen.

Die Entstehung der basalen Verwachsungen bei *Cladophora* nach Kolderup-Rosenvinge.

„Le rameau nouvellement formé n'est pas conné avec l'axe mère"; erst in späteren Stadien tritt ein nachträgliches Zusammentreten vorher getrennter Theile ein, das mit dem Alter fortschreitet[1]). Trotzdem findet eine directe Verwachsung zwischen den vorher freien Oberflächen beider Organe nicht statt, denn überall geht die äussere Membran der Zweigzelle in der Achsel des Zweiges direct ohne jede Faltung in die der nächsthöheren Stammzelle über (vergl. Fig. 1 und 2 unserer Tafel) „Le point le plus profond de la membrane extérieure dans l'aisselle s'avance donc continuellement vers le haut".

Zum Verständniss dieses Vorganges ist eine andere Wachsthumserscheinung zu berücksichtigen, welche an denselben Pflanzen zu beobachten ist und mit der Verwachsung im offenbaren Zusammenhang steht. Innerhalb der Längswände der Zellen sind nämlich in der Nähe der Querwände Faltungen von Lamellen zu erkennen, die mit ihrer Spitze stets nach dem Gipfel des Stammes oder Zweiges hinweisen. Bekanntlich können wir an den Längswänden eine äussere und eine, jeder Zelle eigene innere Membran unterscheiden, deren jede aus einer grösseren Zahl von Lamellen zusammengesetzt ist. Die Querwände lassen nur die letztere erkennen. An der oberen Querwand jeder Zelle drängt sich nun die innere Membran zwischen die innere und äussere Membran der nächst höheren Zelle in Form eines spitzen Keiles hinein. Jede einzelne Lamelle zeigt eine Falte, die bei den äusseren am längsten ist, bei den nach innen zu folgenden kleiner wird, bei den innersten Lamellen noch ganz fehlt. An den Verzweigungsstellen lassen sich diese Faltungen sowohl in den Zellwänden des Stammes als auch denen des Zweiges verfolgen, sollen indessen in dem Verwachsungsstück selbst fehlen. Die Länge der grössten Falte erreicht im Allgemeinen die des Verwachsungsstückes. Auf die letzteren Angaben, die, wie ich schon hier bemerken möchte, theilweise nicht

1) Die von Magnus (die botanischen Ergebnisse der Nordseefahrt 1872. II. Jahresbericht der Com. zur Unters. der deutschen Meere. Berlin 1874, p. 75) gemachten Angaben haben sich als irrthümlich erwiesen.

ganz zutreffen, stützt sich die folgende Erklärung Rosenvinge's. Durch das Wachsthum der Scheitelzelle wird die äussere nicht mehr wachsthumsfähige Membran gespannt. Dieser Zug setzt sich nach der Basis der Pflanze zu fort. Hierdurch werden die angrenzenden Lamellen der inneren Zellmembranen, selbst noch in grösserer Entfernung vom Scheitel, nach oben gezogen. Sie schieben sich in der oben beschriebenen Weise faltenförmig zwischen die Membranen der nächst höheren Zellen hinein. Die nach innen zu folgenden Lamellen werden in derselben Weise emporgezogen, nur erreichen ihre Falten eine geringere Grösse, da sie unter einander nicht fest verbunden sind und theilweise auf einander gleiten (vergl. das Citat auf p. 373).

An einer Verzweigungsstelle spielt sich derselbe Vorgang sowohl am Stamm als auch am Zweige ab, indem für letzteren ebenfalls die Scheitelzelle oder in ganz jungen Stadien die aussprossende Zweigzelle selbst als Kraftquelle fungirt. Nur in dem „Verwachsungsstück“ kommt es nicht zur Faltenbildung, da nämlich durch den Zug der Zweigscheitelzelle die äussere Membran von der nächst höheren Stammzelle „abgeschält“ und auf die Zweigzelle hinübergezogen wird. Hierbei treten dann die Basalzelle des Zweiges und die erwähnte Stammzelle mit ihren inneren Membranen zusammen und geben das uns bekannte Bild.

Betrachten wir die Voraussetzungen näher, die dieser Erklärung zu Grunde liegen, so können wir uns dem Urtheil nicht verschliessen, dass sie theilweise recht zweifelhafter Natur sind. Wenngleich unsere Kenntnisse von dem Membranwachsthum noch sehr lückenhaft sind, so haben sich die Gründe, in der Membran nichts als ein Product des Protoplasmas zu sehen, welches todt und von diesem unabhängig ist, als immer gegenstandsloser herausgestellt[1]). Doch abgesehen hiervon ist z. B. die Darstellung der rein mechanischen Vorgänge offenbar ganz unhaltbar. Dass ein Zug, dessen Vorhandensein in der äusseren Membran neben der Turgorspannung nicht bewiesen wird, sich auch nicht beweisen lassen dürfte, auf weitere Entfernungen von der Kraftquelle (Scheitelzelle) fortgepflanzt werden sollte, ohne durch die ungeheure Reibung, wie sie durch den Zusammenhang der einzelnen Lamellen in Verbindung mit dem

---

1) Es sei in dieser Beziehung auf die kürzlich erschienene Abhandlung von O. Reinhardt: Plasmolytische Studien zur Kenntniss des Wachsthums der Zellmembran (Festschrift für Schwendener 1899) verwiesen.

Druck des Turgor gegeben ist, vernichtet zu werden, ist gar nicht vorstellbar, sofern wir ihn in den Grenzen des Möglichen annehmen[1]). Hieran würde kaum etwas geändert durch die folgende Annahme ebenso zweifelhafter Art: „La facilité avec laquelle les couches se séparent dans les cloisons transversales et dans les expériences de plasmolyse des cellules fait croire que cette soidisante cohésion entre les couches dépend seulement de la pression et de la friction entre les couches". Ausserdem ist gar nicht berücksichtigt, dass wenn wir selbst einen Zug in dem Rosenvinge'schen Sinne annähmen, die besprochenen Verschiebungen durch Seitenäste verhindert oder doch mindestens gestört würden, was sich sicherlich an dem Verlaufe der feinen Structurlinien der Cladophoramembranen[2]) bemerkbar machen würde. Endlich muss die Schlussfolgerung berechtigt sein, dass das „Verwachsungsstück" sogleich mit dem Aussprossen des Seitenzweiges eine Grösse erlangt, die von dem später zu erreichenden Maximum nicht allzu fern liegt, da doch der genannte „Zug" in diesem Stadium am intensivsten wirken müsste. Thatsächlich ist zu dieser Zeit aber das Verwachsungsstück noch gar nicht vorhanden. Auf weitere Einzelheiten will ich zunächst nicht eingehen, vielmehr zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehen.

Das basale Wachsthum der *Cladophora*-Zellen und die Entstehung der basalen Verwachsungen.

In Bezug auf die äussere Beschreibung der uns interessirenden Gebilde habe ich der wiedergegebenen Darstellung Rosenvinge's nur wenig zuzusetzen. Ebenso stehen für mich die Beziehungen zwischen der Faltenbildung und der Verwachsung fest. Nur in einem Punkte bedürfen die R.'schen Angaben einer wesentlichen Berichtigung, die geeignet ist, seine Erklärung ihrer Stütze zu berauben.

Während nämlich R. das Fehlen von Faltenbildungen innerhalb des Verwachsungsstückes angiebt, konnte ich das Vorhandensein

---

1) Die von Rosenvinge häufiger, doch sicherlich nicht regelmässig, gemachten Beobachtungen von Zerreissungen der äusseren Membran am Scheitel beweisen gar nichts, ja liessen sich vielleicht als Gegenargument anführen.

2) Vergl. Correns. Zur Kenntniss der inneren Structur einiger Algenmembranen. Beitr. zur Morph. u. Physiol. der Pflanzenzelle von Zimmermann. Bd I. p. 260 u. f. 1893.

derselben feststellen. Allerdings ist zuzugeben, dass diese Membranfalten bei Weitem schwieriger als die bisher besprochenen zu erkennen sind, so dass sie selbst von einem geübten Auge zuerst wohl übersehen werden können. Der Grund ist leicht einzusehen: Während bei jenen fast jede Einstellung des Mikroskops auf den optischen Querschnitt ein brauchbares Bild liefern muss, ist bei diesen besonders genau darauf zu achten, dass die Verwachsungswand stets senkrecht zur Bildfläche steht. Dass letztere häufig nicht einmal in einer Ebene liegt, erschwert die Beobachtung ungemein[1]). Da der Inhalt der anstossenden Zellen die Beobachtung sehr hindert, habe ich häufig entweder durch Plasmolyse ein Zurückziehen desselben von den Zellwänden bewirkt, oder durch Extraction des grünen Farbstoffes mit Alkohol und nachheriger Behandlung mit Chloralhydrat, wobei die Zellwände ein Wenig, in zur Beobachtung gerade günstigem Maasse aufquollen, für Durchsichtigkeit des Zellinhaltes gesorgt[2]).

Was die beobachteten Falten selbst anbetrifft, so halte ich eine Täuschung meinerseits für ausgeschlossen, da ich dieselben Erscheinungen an verschiedenen *Cladophora*-Arten mit demselben Erfolge studiren konnte. Von frischem Material habe ich *Cl. hamosa, crispata var. virescens*[3]), *rupestris* und *gracilis?* untersucht. (Letztere in Neapel gefundene Species war nicht genau zu bestimmen; da sie der *Cl. gracilis* offenbar sehr nahe steht, habe ich sie der Kürze wegen als diese mit einem Fragezeichen versehen angeführt.) Die Bestimmung der beiden erstgenannten Algen verdanke ich der Güte der Herren Reinbold und P. Richter. Herrn Dr. P. Kuckuck bin ich ausserdem für Uebersendung lebenden Materials von *Cl. rupestris* aus Helgoland zu Dank verpflichtet. Auch an anderen, nicht näher bestimmten Species konnte ich die uns interessirenden Gebilde beobachten. Da die untersuchten *Cladophora*-Zellen mehr oder weniger Längsstreifen in der Zellwand zeigen (vergl. Correns l. c.), die an dem Verwachsungsstück in Folge der Wandkrümmung häufig convergiren,

1) Ebenso wirken oberflächlich in der Nähe der Zweigachsel mit Vorliebe haftende Epiphyten oder thierische Organismen sehr störend.

2) Länger aufbewahrtes Alkoholmaterial ist nicht mehr brauchbar, da sich dann die einzelnen Lamellen in unregelmässiger Weise von einander gelöst haben. Fig. 8 der Rosenvinge'schen Arbeit zeigt die genannten Eigenschaften ganz deutlich; sie dürfte nach Alkoholmaterial gezeichnet sein.

3) *Clad. crispata*, eine Süsswasseralge, zeigt, dass ein principieller Unterschied in Bezug auf das uns Interessirende zwischen marinen und hydrophilen Cladophoren nicht besteht.

so muss man sich vor Verwechselung mit den eigentlichen Falten hüten, die nur bei scharfer Einstellung ihrer Spitzen deutlich erkennbar sind.

Die Lagerung dieser Falten entspricht genau der der früher besprochenen; ihre Spitzen weisen nach dem Gipfel des Stammes. Im Uebrigen bieten sie annähernd dasselbe Bild.

Da sich an dem unteren Theile des Verwachsungsstückes mehr in einander geschachtelte Falten befinden, als am oberen Ende, so müsste auch die Dicke daselbst entsprechend grösser sein. Dies trifft jedoch nicht immer zu. Namentlich in älteren Stadien können wir nämlich in den das Verwachsungsstück bildenden Stamm- und Zweigzellen direct an der Achsel des Zweiges locale Neubildung von Lamellen beobachten, die zu einer Abrundung der vorher ziemlich scharfen Ecken führen, was insofern auch für die Stammzelle gilt, als sie häufig ziemlich erheblich zur Seite abgelenkt sein kann (vergl. später). Hierdurch aber erfährt auch das Verwachsungsstück an seinem oberen Ende eine bisweilen nicht unerhebliche Verdickung, welche die der unteren Partie sogar übertreffen kann (vergl. Fig. 12 Taf. IX).

Sehen wir uns jetzt nach einer passenden Erklärung der Faltenbildung sowie der Verwachsungen um, da doch die Rosenvinge'sche Auffassung für die jetzt von uns gegebene Darstellung nicht mehr zutrifft! Eine Erscheinung ganz anderer Art gab mir hierzu einen Wegweiser. Bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* kommt, wie Rosenvinge in derselben Arbeit des Näheren ausführt und wie man sich leicht überzeugen kann, ein eigenartiges Wachsthumsphänomen vor. An älteren Pflanzen wächst häufig zunächst die vorletzte Basalzelle in die Basalzelle selbst hinein, diese ganz ausfüllend. Die nächst höhere Zelle kann dasselbe ausführen und so fort, ja schliesslich kann es auch an allen älteren Partien des Thallus eintreten. Rosenvinge bezeichnet diesen Vorgang ganz treffend mit innerer Rhizinenbildung. In den ersten Stadien sehen wir nun stets eine Art Faltenbildung, indem die jetzt wachsende und hierbei dünner werdende Querwand sich an die Längswände der unteren Zelle anlegt.

Kehren wir jetzt zu der normalen Faltenbildung zurück! Ohne irgendwelche Beziehungen zwischen diesen und dem eben erwähnten Phänomen aufstellen zu wollen, denn letzteres dürfte pathologischer Art zu nennen sein[1]) (vergl. p. 389 u. f.), können wir uns

1) Es findet sich auch an Species ohne Faltenbildung resp. Verwachsungen.

wohl vorstellen, ja ich glaube, dass ein anderer Ausweg gar nicht übrig bleibt, dass gewisse *Cladophora*-Zellen Zeit ihres Lebens ganz allmählich, sei es continuirlich, oder periodenweise, basalwärts in die nächstfolgenden Zellen hineinwachsen. Hauptsächlich würden wir wohl mit einem besonderen Flächenwachsthum der Querwand zu rechnen haben.

Denken wir zunächst an eine noch jugendliche Querwand, so muss bei einem derartigen Wachsthum naturgemäss die zu der unteren Zelle gehörige Lamelle gefaltet werden. Indem aber das Hineinwachsen der höher gelegenen Zelle weiter fortschreitet, werden von der unteren Zelle neue Lamellen gebildet, die die Faltenöffnung überbrücken sowie die Zellecken abrunden. Durch das weitere Eindringen der anderen Zelle wird aber auch ihnen, sowie allen folgenden Lamellen, dasselbe Schicksal bereitet u. s. f. Da aber die Neubildung von Lamellen verhältnissmässig schneller vor sich geht, so werden meist mehrere der jüngsten von ihnen noch nicht gefaltet sein. Im Uebrigen macht sich ein besonderer Unterschied an der Querwand selbst nicht geltend. Der Grad des Hineinwachsens ist mit der Länge der äussersten Falte gegeben. In älteren Stadien kann, wie dies auch Rosenvinge angiebt, das erwähnte rhizinenartige Auswachsen noch ausserdem stattfinden, das aber sofort von dem von uns beschriebenen Vorgang auf den ersten Blick unterschieden werden kann. Um den Unterschied der soeben gegebenen Erklärung von der R.'schen zu kennzeichnen, braucht nur noch einmal hervorgehoben zu werden, dass für letzteren die Lage der Querwand fixirt ist und die Falten akropetal wachsen, während sich für uns die ursprüngliche Lage der sich bewegenden Querwand an der Spitze der ältesten Falten befindet, und diese basalwärts an Grösse zunehmen.

In ganz anderem Sinne findet sich übrigens schon bei Rosenvinge eine etwas unklare Muthmaassung betreffs eines Flächenwachsthums der Querwand: „Il est hors de doute que la membrane intérieure est entrainée vers le haut par suite de la croissance de la cellule et il est même probable que la partie de cette membrane qui appartient d'abord à la cloison transversale passe peu à peu à sa peripherie dans la paroi longitudinale.“ Welche Gründe für diese Annahme offenbar maassgebend waren, werde ich an anderer Stelle besprechen.

Haben wir im Vorstehenden eine Erklärung der Faltenbildung gegeben, so ist der Schritt zu einer solchen der basalen Zweig-

verwachsungen nicht gross, ja, ich möchte so weit gehen, in letzterer ein directes Argument für die Richtigkeit meiner Annahme zu sehen. Nicht nur die Stamm-, sondern auch die Zweigzellen vermögen, wie uns die Faltenbildungen lehren, basalwärts zu wachsen. An einer Verzweigungsstelle werden demnach zwei Zellen, die nächst höhere Stammzelle und die Basalzelle des Zweiges, zu gleicher Zeit in die Zweigmutterzelle (Knotenzelle) hineinwachsen. Die wachsenden Theile beider gelangen dann mit einander in Contact und bilden so das „Verwachsungsstück". Da die Ansatzstelle des Zweiges dieselbe bleibt, so können Veränderungen in der Lagerung der äusseren Membran nicht eintreten. Dagegen müssen in dem „Verwachsungsstück" mehr oder minder Faltungen der Membran-Lamellen, die der darunterliegenden Knotenzelle angehören, zu Stande kommen, wie wir sie früher kennen lernten.

Nachdem wir hiermit im Princip eine neue Erklärungsweise der Faltenbildungen und basalen Verwachsungen aufgestellt haben, wird es zunächst unsere Aufgabe sein, von diesem neuen Gesichtspunkte aus weitere Einzelheiten zu betrachten, sowie neue Argumente für die Richtigkeit des Behaupteten zu liefern.

Die für uns so wichtige Bewegung der Querwände lässt sich natürlich mit Sicherheit nur dann nachweisen, wenn es uns gelingt, an dem *Cladophora*-Thallus bestimmte, dauernd fixirte Punkte aufzufinden, deren Abstände von den Querwänden direct messbar sind. Als einen solchen Fixpunkt konnten wir bisher die Ansatzstelle eines Zweiges betrachten. Einen weiteren, insofern besonders günstigen Fall, als hier Verzweigungen ausser Acht gelassen werden können, habe ich an *Cladophora crispata* beobachtet. Diese Süsswasser-Cladophoracee, deren basale Verwachsungen allerdings nicht die Grösse von denen der *Clad. rupestris* erreichen, zeigt nämlich selbst an den Gliedern desselben Internodiums, namentlich in der Nähe älterer Querwände, Verschiedenheiten der Dickendurchmesser, die, wie ich im zweiten Abschnitt zeigen werde, besonderen Gesetzmässigkeiten unterworfen sind (vergl. p. 400). Unterhalb einer Querwand, welche bei einer directen Theilung der Scheitelzelle gebildet wurde, im Vergleich zu den darüber resp. darunter gelegenen also die älteste repräsentirt, sehen wir schon in jungen Stadien, wo Faltenbildung noch nicht eingetreten ist, das Internodium ziemlich unvermittelt an Dicke zunehmen, indem die basalwärts folgende Zelle sich tonnenartig ausbaucht, um an ihrem unteren Ende wiederum ein Wenig schmaler zu werden. Die untere Querwand ist aber trotzdem noch breiter als die obere. Umgekehrt

verbreitert sich die akropetal anstossende Zelle nach der Stammspitze zu ein Wenig, so dass in diesem Stadium die gemeinsame Querwand die dünnste Stelle des Zellfadens einnimmt (vergl. Fig. 3a Taf. IX). Die erwähnten Grössenverhältnisse der beiden Zellen bleiben selbst im späteren Alter gewahrt, treten sogar meist noch schärfer hervor. Bemerkenswerth ist nun das Verhalten der Querwand im weiteren Verlaufe der Faltenbildung. Wir sehen sie nämlich allmählich sich von der tiefsten Einschnürung basalwärts entfernen, indem sie entsprechend der äusseren Form der Zelle an Grösse zunimmt. In den ältesten Stadien hat sie sogar die dickste Stelle der unteren Zelle erreicht, was ungefähr einer Entfernung von $1/4$ bis $1/5$ Zelllänge von der Einschnürung entspricht (vgl. Fig. 3b Taf. IX). Das Lumen der oberen Zelle hat eine entsprechende Aenderung erfahren, indem es sich an dem basalen Zellende fussartig erweitert. Mag nun die Faltenbildung wenig oder stark fortgeschritten sein, in jedem Falle reicht die längste Falte genau bis zur Einschnürung. Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so glaube ich, dass eine andere Auslegung als die, dass nämlich die obere Zelle um die entsprechende Faltenlänge in die untere hineingewachsen ist, nicht möglich erscheint.

Bei den übrigen *Cladophora*-Arten traten die erwähnten Dickendifferenzen innerhalb der Internodien gar nicht oder nur wenig hervor. Die oben beschriebenen Verbreiterungserscheinungen kamen daher nicht zur Geltung (bei *Cl. rupestris* ein Wenig). Dagegen war sehr häufig ein Schmalerwerden der Basis der oberen Zelle zu beobachten. Der Grund ist leicht einzusehen. Haben die obere und die untere Zelle gleichen Durchmesser, so wird durch die Faltenbildung der Querschnitt des Zelllumens um die doppelte Zunahme der Wanddicke verringert. Die hineinwachsende Zelle wird an ihrer Basis also etwas schmäler werden, obwohl äusserlich sich nichts geändert hat. In vielen Fällen bleibt aber der innere Durchmesser der Zellen der gleiche, und dann wölbt sich die Membran an diesen Stellen schwach wulstartig nach Aussen.

Nach Rosenvinge würden wir uns die Erklärung des Schmalerwerdens folgendermassen zu denken haben: Bei der Faltenbildung werden die Lamellen der Querwand ebenfalls nach oben gezogen und gehen theilweise in die Längswände über. Die Folge ist eine Verkürzung der Querwand.

Führen wir uns dies etwas näher vor Augen, so sehen wir bald, dass in den allermeisten Fällen die Verkürzung ein Ver-

schwinden der Querwand herbeiführen müsste. Es bliebe dann nur übrig, eine ausserordentliche Dehnbarkeit der Membran anzunehmen, wie sie thatsächlich nicht existirt, oder, wie dies vielleicht Rosenvinge vorgeschwebt hat (vergl. p. 373), die Möglichkeit eines Wachsthums der Querwand heranzuziehen.

Sämmtliche zuletzt besprochenen Phänomene bezogen sich auf Zellen ohne Zweigbildung. Aehnliches, nur in unregelmässigerer Weise, können wir auch an den Verzweigungsstellen beobachten. Nicht immer ist die Intensität des Hineinwachsens bei der Stamm- und der Zweigzelle entsprechend gleich gross. Wächst z. B. die obere Stammzelle besonders stark, so kann deren Querwand auf Kosten derjenigen der Zweigzelle sogar an Grösse zunehmen (vergl. Fig. 4 Taf. IX). Hierbei ist zu berücksichtigen, dass der Durchmesser der Knotenzelle in ihrem oberen Theile stets grösser als der einer gewöhnlichen Zelle ist. Auch das umgekehrte Verhältniss kann nicht selten beobachtet werden. In extremen Fällen kann schliesslich das basale Auswachsen der einen Zelle und zwar in dieser Form wohl meist einer Zweigzelle gänzlich unterdrückt werden (vergl. p. 385). Ich selbst hatte häufiger Gelegenheit, dies an Verzweigungsstellen zu beobachten, wo drei oder vier Aeste einer Knotenzelle entsprangen, z. B. bei *Cl. hamosa*, *rupestris*. Bisweilen wurde dann einer der Zweige ganz „abgeschnitten" und blieb ohne Verwachsung.

An dieser Stelle mag ein specieller Fall, den ich nur ziemlich selten an *Cl. hamosa* beobachten konnte, eingeschaltet werden, der aber für die Kritik der Rosenvinge'schen Arbeit nicht unwesentlich ist. An einer älteren Verzweigungsstelle fehlte jede Verwachsung. Die Basalquerwand des Zweiges war ein kleines Stück nach der Zweigspitze gerückt. Bemerkenswerth war nun, dass trotzdem oberhalb dieser Querwand Membranfalten vorhanden waren (vergl. Fig. 5 Taf. IX). Wenn also der von Rosenvinge angenommene Zug in der äusseren Membran wirklich vorhanden war, so hätte doch eine Verwachsung zu Stande kommen müssen; denn wir werden uns vergeblich danach fragen, woher das Material zur Faltenbildung stammt[1]). Für uns bietet die Erklärung keine Schwierigkeit. Unter gewissen Bedingungen kann es nicht zu selten vorkommen, dass die Basalquerwand oberhalb der gewöhnlichen Insertionsstelle

1) Zumal die Länge der ältesten Falte ungefähr gleich dem Abstande der Querwand von der Zweigachsel war.

gebildet wird, wie dies auch **Brand** (l. c.) des Näheren angiebt. Wächst jetzt die Basalzelle nach unten, so kann zunächst eine Verwachsung nicht stattfinden, vielmehr nur gewöhnliche Faltenbildung eintreten. Uebrigens war in dem citirten Beispiele ein Basalwachsthum der oberen Stammzelle ausgeblieben[1]). Aehnliche Phänomene habe ich auch an der Stammzelle beobachten können. Wir brauchen dann nur den Fall anzunehmen, dass der Zweig ein wenig unterhalb der normalen Insertion (subapical) entsprungen war, wofür **Brand** ebenfalls Beispiele giebt.

Wenn an einer älteren Querwand oder an einer Verzweigungsstelle die höher gelegene Zelle in die basalwärts folgende hineinwächst, so müsste naturgemäss die letztere, sobald sie nicht ebenfalls basalwärts wächst, was selten der Fall ist, an Länge abnehmen. (Nicht an jeder Querwand kommen Membranfalten vor, siehe unten.) Bei *Cl. hamosa* und *rupestris* würde dies sogar erheblich ins Gewicht fallen. Ich habe daraufhin einige Messungen vorgenommen, die allerdings einen Unterschied in diesem Sinne durchschnittlich erkennen liessen. Die Differenz war indessen so klein, dass das gewonnene Resultat als nicht befriedigend angesehen werden müsste, wenn wir nicht in den intercalaren Zelltheilungen einen neuen Factor einzuführen berechtigt wären. Thatsächlich finden solche Theilungen bei sämmtlichen angeführten Arten in ausgiebigem Maasse statt und wir können uns überzeugen, dass dieselben in den basal auswachsenden Zellen ganz regelmässig erfolgen. So kann es z. B. eintreten, dass eine Querwand sich dicht oberhalb der Achsel eines Zweiges findet, der ungefähr auf eine Zelllänge mit dem Stamm verwachsen ist (vergl. Fig. 6 Taf. IX). Diese Querwand ist erst später entstanden, was leicht an ihrer geringeren Dicke zu erkennen ist. Dass durch das intercalare Wachsthum die Grössendifferenzen der Zellen ausgeglichen werden, liegt auf der Hand, indem schon mit der Anlage der Wände 1. resp. 2. Ordnung der Grössenunterschied sich auf die Hälfte resp. Viertel reducirt und dann innerhalb der normaler Weise vorhandenen Schwankungen fällt. In der Knotenzelle selbst kann sogar eine Zelltheilung gelegentlich ausfallen (vergl. Fig. 6 Taf. IX).

In dem letzten Absatz war die Bemerkung gemacht worden, dass eine von einer anderen invahirte Zelle in den seltensten Fällen auch ein Basalwachsthum zeigt. Da bisher eine Angabe über

---

1) Wie überhaupt das ganze Phaenomen offenbar auf Störungen unbekannter Art zurückzuführen ist.

die Verbreitung der Falten innerhalb derselben Pflanze nicht gemacht wurde, ich eine solche auch bei Rosenvinge nicht gefunden habe, so mögen einige Worte hierüber gesagt sein. Nicht alle Zellen zeigen die beschriebenen Membranfaltungen, und zwar ist meist, selbst in den ältesten Partien des Thallus, erst jede 2., 3. oder 4. Zellwand hiermit versehen. Wie man sich leicht überzeugen kann, bilden die dazwischen liegenden Zellen Gruppen von Zwillingen, Drillingen oder Vierlingen, die offenbar durch nachträgliche Theilung aus den Abkömmlingen der Scheitelzelle hervorgegangen sind. Hieraus geht hervor, dass nur ganz bestimmte Zellen zu basalem Wachsthum befähigt sind, Zellen, die in ihrer Anordnung also Gesetzmässigkeiten zeigen, die in gewissem Sinne an die der Zweigmutterzellen nach Berthold[1]) erinnern. Natürlich weisen die vorhandenen Falten je nach dem Alter der Querwände Unterschiede in ihrer Länge auf, wie sie ja auch an den jüngsten Querwänden noch ganz fehlen. Uebrigens sei noch erwähnt, dass an Verzweigungsstellen die Länge des Verwachsungsstückes resp. die Falten an der Basis des Zweiges für gewöhnlich nicht so lang sind als die entsprechenden Falten der Stammzelle, da Theile der letzteren meist schon vorhanden waren, ehe der Zweig angelegt wurde. Dies wird auch von Rosenvinge angegeben.

Endlich mag noch eine ebenfalls mit der Rosenvinge'schen Erklärung nicht vereinbare Thatsache kurz besprochen werden.

Da die Richtung des beschriebenen Neuzuwachses durch die Längsachse der unteren Stammzelle gegeben ist, erklärt es sich für uns zwanglos, dass an Verzweigungsstellen die Basalzellen des Zweiges scharf geknickt erscheinen. Dasselbe gilt auch für die entsprechende Zelle des nach oben sich fortsetzenden Stammstückes, sofern dieses seitlich abgelenkt ist. Nach Rosenvinge dagegen soll durch den Zug innerhalb der äusseren Membran in der Zweigachsel der Ast an den Stamm herangezogen, und dessen Verzweigungswinkel bis zu gegenseitiger Berührung, also bis 0°, verkleinert werden. Steht dies schon mit den thatsächlich vorhandenen, ziemlich grossen Verzweigungswinkeln im Widerspruch, so wird jedenfalls durch diese Annahme das Zustandekommen der erwähnten Knickung der Zelle unserem Verständniss nicht näher



1) Ueber die Verzweigung einiger Süsswasseralgen. Nova Acta Leop.-Carol. 1878. Bd. XL, Heft 5.



gebracht. Dasselbe gilt auch von der Brand'schen „Evection“, auf die ich später noch näher eingehen werde.

Fassen wir sämmtliche von uns besprochenen Erscheinungen in Bezug auf Faltenbildung und basale Verwachsungen zusammen, so glaube ich in dem Vorstehenden gezeigt zu haben, dass sie sich zwanglos der von uns aufgestellten Erklärung einfügen, während die Rosenvinge'sche Auslegung in den meisten Fällen versagte. Das basale Auswachsen der *Cladophora*-Zellen ist allerdings ein eigenartiger Vorgang, zu dem etwas direct Vergleichbares für Algen wenigstens fehlt. Als ein Beispiel indessen dafür, dass wir unter gewissen Umständen an ebendenselben Stellen ein abweichendes Verhalten des Protoplasten beobachten können, möchte ich noch eine Erscheinung erwähnen, die allerdings pathologischer Natur ist, mir aber in diesem Zusammenhange der Erwähnung werth erschien.

Cladophora rupestris wurde von mir lange Zeit kultivirt und hielt sich namentlich in der ersten Zeit theilweise sehr gut. In einer der Kulturen zeigten aber die Pflanzen wohl in Folge ungünstiger Bedingungen ein anormales Wachsthum. In den Basalzellen der Internodien zog sich an deren unterem Ende der Plasmaschlauch allmählich von der Wand zurück, während er sich durch immer neue Lamellen abgrenzte. Dieselben waren äusserst dünn und zeigten in den seltensten Fällen einen Zusammenhang unter einander. Mehr oder minder unregelmässig gebogen lagen sie lose nebeneinander und füllten so den unteren Theil der Zelle aus (vergl. Fig. 7 Taf. IX)[1]). In späteren Stadien wurden allerdings auch an den übrigen Theilen des Primordialschlauches, wie dies unter ähnlichen Umständen übrigens regelmässig zu geschehen scheint, neue Lamellen gebildet, die sich jedoch der alten Membran fest auflagerten und so zu deren Verstärkung beitrugen. Auch innerhalb der Internodien an den Querwänden mit Faltenbildung war das Zurückziehen des Protoplasmas zu beobachten, doch in weit geringerem Maasse. Die Uebereinstimmung des Vorkommens dieser soeben beschriebenen Erscheinung mit der Verbreitung der Faltenbildungen und Verwachsungen scheint mir keine zufällige zu sein. Wir müssen uns natürlich nur auf die Constatirung dieser immerhin beachtenswerthen Thatsache beschränken, da wir in Bezug

1) Uebrigens habe ich bisweilen auch direct am Scheitel ein Zurückziehen des Protoplasten von der Spitze der Scheitelzelle beobachtet.

auf ihren inneren Zusammenhang nur auf vage Vermuthungen angewiesen sind.

Wir haben uns bisher mit dem Basalwachsthum der *Cladophora*-Zellen nur soweit beschäftigt, als es zur Erklärung der Membranfalten und der basalen Verwachsungen diente. Bei einem so eigenartigen Vorgang wird uns natürlich die Mechanik, speciell das Membranwachsthum, interessiren. Daher einige Worte hierüber!

Offenbar haben wir uns das Basalwachsthum derart vorzustellen, dass die Basalquerwand der fraglichen Zelle in der Fläche wächst und dass die Randpartien derselben zur Längswand übergehen. In welcher Weise findet nun das Wachsthum statt? Was das Dickenwachsthum anbetrifft, so kann man sich ja leicht von der Ablagerung neuer Lamellen überzeugen. In welcher Weise dieser Factor bei der Faltenbildung betheiligt ist, habe ich schon an anderer Stelle dargethan[1]).

Anders gestaltet sich die Frage nach dem Flächenwachsthum. Wie ich mich experimentell an lebenden Pflanzen überzeugt habe, ist ein Unterschied in der Turgorgrösse etwa derart, dass derjenige der oberen Zelle den der unteren übertrifft, nicht vorhanden. Das Haupterforderniss für ein passives Wachsthum durch Dehnung ist also nicht gegeben[2]). Wir werden vielmehr für unseren Fall ein actives Flächenwachsthum der Membran durch Intussusception ohne Betheiligung von Turgordehnung annehmen müssen. Die Frage, in wie weit sich dieses Wachsthum auf sämmtliche Lamellen der Querwand oder nur auf die der oberen Zelle angehörigen bezieht, muss offen gelassen werden. In letzterem Falle wäre es vorstellbar, dass, so lange wir nicht gezwungen sind, ein Gleiten der Lamellen aufeinander anzunehmen, die zur unteren Zelle gehörigen Lamellen theilweise oder rein passiv wachsen, wie ich dies für gewisse Fälle bei höheren Pflanzen nachgewiesen zu haben glaube[3]).

1) Ob die einzelnen Lamellen auch durch Intussusception wachsen, bleibe dahingestellt.

2) Ob dies indessen bei dem früher besprochenen, rhizinenartigen Auswachsen stattfindet, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben; jedenfalls verdünnt sich die auswachsende Querwand bisweilen ausserordentlich, was zu Gunsten dieser Annahme spräche. Andererseits braucht, nach meinen Beobachtungen, die eine Bestätigung der Rosenvinge'schen Angaben darstellen, die untere, invahirte Zelle nicht etwa immer völlig abgestorben zu sein. Wir sehen dann einen Theil des Protoplasma mit den Chlorophyllkörnern unterhalb der „Rhizinenspitze" dicht zusammengehäuft. Weitere Untersuchungen über diesen eigenartigen Wachsthumsvorgang wären erwünscht.

3) M. Nordhausen. Zur Kenntniss der Wachsthumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen. Fünfstück's Beitr. zur wiss. Botan. Bd. II, 1898, p. 387.



Nach Rosenvinge kommen Faltenbildungen innerhalb der Membranen ausser bei *Cladophora* auch bei *Chaetomorpha* vor. Ihre Orientirung soll hier je nach der Art verschieden sein, indem sie bei *Ch. aerea* nach der Spitze, bei *Ch. Melagonium* nach der Basis der Pflanze gerichtet sind. Ich selbst habe an frischem Material von *Ch. crassa* nichts derartiges gefunden. In manchen Fällen bauchten sich die Querwände ein klein Wenig bald nach der einen, bald nach der anderen Seite aus, wodurch bisweilen ein schwacher Eindruck einer Faltung der Lamellen hervorgerufen wurde. Dies hat aber mit der eigentlichen Faltenbildung nichts zu thun. Die anderen Species habe ich nicht untersucht.

Während wir in dem bereits mehrfach erwähnten, rhizinenartigen Auswachsen der Zellen von *Cladophora* eine gewisse Abhängigkeit von Reizursachen erkennen können, liegen die von uns eingehend besprochenen Phänomene in dieser Beziehung noch gänzlich im Dunkeln [1]). Es muss uns zunächst genügen, in der Faltenbildung ein sichtbares Zeichen der jeder Zelle des Thallus anhaftenden Polarität zu erkennen. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint mir übrigens eine Angabe von Brand (l. c.) bemerkenswerth. Er constatirt, dass die basalen Verwachsungen (mithin die Faltenbildungen überhaupt), die bei allen unseren *Eucladophora*-Formen zu gewissen Zeiten oder an einzelnen Exemplaren vorkommen sollen, an den freischwimmenden Formen zumeist nur an den ältesten Abzweigungen, bei festsitzenden Formen aber oft bis in ganz junge Regionen zu verfolgen sind. In der Jugend sitzen fast sämmtliche *Cladophora*-Arten [2]) fest, erst später werden sie mehr oder weniger vom Substrat losgerissen. Gewissermassen liegt uns nun hier ein von der Natur angestelltes Experiment vor, welches an die Umkehrungs- resp. Klinostatenversuche bei höheren Pflanzen erinnert. Solange die Pflanze normal angeheftet ist, steht sie durch ihrem dem Lichte mehr oder weniger zustrebenden Wuchs dauernd unter dem polarisirenden Einfluss des Lichtes; die Schwerkraft dürfte

1) Beiläufig sei erwähnt, dass unter gewissen Umständen auch an anderen Algen Zellen in ihresgleichen hineinwachsen können. Ganz regelmässig geschieht dies ja z. B. bei Verwundungen. Sauvageau (Sur quelques algues phéosporées parasites. Journ. d. botanique 1892) hat an alten Thallis von *Dictyota* in unverletztem Zustande rhizinenartig ausgewachsene Rindenzellen in solchen der inneren Schicht eingedrungen gefunden. Nach meinen Beobachtungen werden übrigens bei *Nitophyllum* die entleerten Tetra-Sporangien durch die angrenzenden Zellen völlig ausgefüllt

2) Bei *Cladophora fracta* sind bisher primäre Haftorgane nicht gefunden worden (nach Brand).

auch hier, wie überhaupt bei den meisten Algen zu vernachlässigen sein. Anders dagegen die losgerissenen Individuen! Dem Spiele des Windes und Wellenganges ausgesetzt, ist eine bestimmte Lage zum Licht nicht dauernd möglich. Unter diesen Verhältnissen tritt das beschriebene Phänomen an Intensität zurück, ohne indessen, wie es scheint, ganz zu verschwinden.

Mit Bezug auf die Polaritätsfrage ist auch die folgende Angabe von Brand beachtenswerth: Von *Clad. fracta* sagte er: „Verzweigung bald sparsam, bald reichlich, unregelmässig über den Faden zerstreut und ohne Gegensatz zwischen oben und unten, so dass selbst Umkehr der Wachsthumsrichtung eintreten kann". — „Dieses Verhältniss zeichnet Kützing (D. IV. tab. 40 u. 51) bei *Clad. brachyclados* und *Clad. fracta d. horrida* und bringt es in Beziehung zum Absterben von Zellen des Mittelstückes. In dem von mir abgebildeten Falle war aber die neutrale Partie intact" [1]). Vielleicht geben Untersuchungen gerade an diesen Objecten weitere Aufschlüsse über die Umkehrbarkeit der bestehenden Polarität und verwandte Fragen [2]).

Die erwähnten Verhältnisse lassen vielleicht auch noch vom teleologischen Standpunkt aus eine Deutung zu. Solange die Pflanze festsitzt, wird der Thallus durch die meist vorhandene Wasserbewegung unzweifelhaft auf mechanischen Zug mehr in Anspruch genommen, als wenn sie frei flottirt. Wir können uns wohl vorstellen, dass gerade an den älteren Querwänden die Zugfestigkeit nicht so gross als an den übrigen Thalluspartien ist, insofern als die äussere Membran der Längswände, welche über die Querwand fortläuft, hier nur sehr dünn ist (an den anderen Stellen ist sie durch neue Lamellen verstärkt), im Uebrigen aber nur die Festigkeit, mit der die Lamellen der Querwand aufeinander lagern, in Betracht kommt. Letztere muss nun natürlich durch Ver-

1) l. c., p. 288. Vergl. Fig. 4, *g*, *g* Taf. I desselben Autors.

2) Durch einseitige Beleuchtung erreichte Berthold (Beitr. zur Morphol u. Physiol. d. Meeresalgen, Jahrb. f. wiss. Botan., XIII, p. 569 ff.) bei *Stigeoclonium variabile* und *Ectocarpus spec.*, doch nicht bei *Cladophora*, Zweigbildungen am basalen Zellende, statt wie gewöhnlich am oberen. Ferner dürften die von Bitter (l. c, p. 204) an *Microdictyon* beobachteten basiskopen Sprossungen ebenfalls in diesem Zusammenhange zu betrachten sein. Zellen, die mit ihrer Spitze an einem anderen Theile desselben Thallus angewachsen waren, wie dies in normaler Weise geschieht, bildeten nicht wie gewöhnlich an ihrer Spitze, sondern an ihrem basalen Ende seitliche Aussprossungen. Auch sei noch auf die Umkehrungsversuche an *Bryopsis* von Noll hingewiesen (Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. III, 1888).

grösserung der Oberfläche, wie sie bei der Faltenbildung erreicht wird, verstärkt werden[1]).

Mit dieser Erklärung steht nun folgender Thatbestand in einem gewissen Gegensatz. Ich nahm an frischen Exemplaren von *Cladophora rupestris* Zerreissungsversuche vor. Hierbei stellte es sich heraus, dass die Trennung stets an den älteren Querwänden mit Falten resp. an den Verzweigungsstellen erfolgte und zwar derart, dass sie innerhalb der Medianlinie der Querwand fiel. Die auseinandergerissenen Zellen blieben unversehrt, behielten auch ihre eigenen Membranen. Auf der unteren Zelle blieb ein kragenartiges Membranstück stehen, welches die gefalteten Lamellen repräsentirte. In die napfartige Vertiefung passte die obere Zelle genau hinein.

Anhang:

Einige Bemerkungen zur Brand'schen „Evection".

Im Anschluss an die vorstehenden Untersuchungen erschien es mir nothwendig, einige Angaben der kürzlich erschienenen Arbeit von Brand (l. c.) kurz zu beleuchten. Der Verfasser der „*Cladophora*-Studien" hat sich die dankenswerthe Aufgabe gestellt, die bisher bekannten Merkmale der genannten Algengattung auf ihren systematischen Werth hin zu prüfen. Unter diesen Unterscheidungsmerkmalen figuriren auch die basalen Verwachsungen und werden von dem Verfasser einer eingehenden Besprechung gewürdigt. Ich nehme an, dass Brand sie entwickelungsgeschichtlich nicht näher untersucht hat, denn seine weiter unten citirte Erklärung dieses Vorganges ist als missglückt zu bezeichnen. Nebenbei bemerkt, ist unserem Autor, wenn er sich auch nur ausschliesslich mit Süsswassercladophoren beschäftigt hat und nur anmerkungsweise auf marine Vertreter dieser Gattung hinweist, die Arbeit von Rosenvinge offenbar unbekannt geblieben, wie ihm auch das Phänomen der Faltenbildung entgangen ist.

Von dem Inhalt der citirten Arbeit ist besonders eine von Brand genauer beschriebene und mit „Evection" bezeichnete Erscheinung geeignet, unser Interesse wachzurufen: „Die Astzelle entspringt nämlich der Regel nach seitlich aus dem obersten Ende der Mutterzelle, so dass die Scheidewand, welche sie gegen letztere

1) Einige Versuche, welche ich zur Orientirung über die Wirkung rein mechanischen Zuges auf die Ausbildung der Falten anstellte, misslangen aus äusseren Gründen.

abgrenzt, mit deren oberer Wand einen wenigstens nahezu rechten Winkel bildet. In der Folge wird dieser Winkel aber immer stumpfer, indem das untere Ende eines senkrecht durch die Insertionsfläche gelegten Durchmessers, ein Kreissegment beschreibend, nach oben (und aussen) rückt, während das obere Ende dieses Durchmessers am oberen Ende der Mutterzelle fixirt bleibt, so dass das ursprünglich senkrecht und parallel mit der Seitenwand der Mutterzelle stehende Insertionsseptum schliesslich horizontal und vollständig oder nahezu in eine Ebene mit der oberen Wand der Mutterzelle zu stehen kommt, und sich dann auch mehr oder weniger auf letztere hinüberschiebt. Es wird also der Astansatz von der Seitenfläche auf die obere Fläche der Stammzelle hinaufgeschoben, daher die Bezeichnung „Evection".“ —

Dieser Vorgang soll sich am regelmässigsten bei den typisch festsitzenden Formen abspielen, dagegen sehr verlangsamen bei den typisch freischwimmenden[1]. „Weniger deutlich tritt dies Gesetz bei der Section *Aegagropila* in Erscheinung.“

Aus dem Citirten geht hervor, dass die Evection in ihrer typischen Form hauptsächlich auf Pflanzen beschränkt ist, welche basale Verwachsungen aufweisen; nach eigenen Angaben fehlen nämlich die Letzteren den hydrophilen Aegagropilen. Wie der Verfasser übrigens sich die Entstehuag der basalen Verwachsungen vorstellt, ersehen wir aus folgender Stelle (l. c., p. 185): „Bei allen Formen der Sectio *Euaegagropila*“ (soll es nicht heissen *Eucladophora?*) „dagegen hängt es offenbar nur von der individuellen Intensität des Dickenwachsthums des Stammes einerseits und des Astes andererseits ab, ob die auf der oberen Fläche zusammengedrängten Basaltheile der Stammfortsetzung und des Astes getrennt bleiben oder mehr oder weniger aneinander anwachsen.“ Als stillschweigende Voraussetzung gilt hier die Evection.

Ebenso wie bei den basalen Verwachsungen steht es aber für mich fest, dass der von Brand als Evection bezeichnete Vorgang in seiner typischen Form sich in der Natur anders als nach der obigen Darstellung abgespielt hat. Abgesehen davon, dass eine selbstständige Bewegung eines Zweiges am Stamm von vornherein unwahrscheinlich sein muss, hatte ich bereits früher darauf hingewiesen, dass die aus der Evection resultirende Aufrichtung des Zweiges die „Knickung“ der Basalzelle des letzteren unerklärt lässt (vergl. p. 379 und 387).

[1] Vergl. p. 381.

Ohne Schwierigkeit erkennen wir aber in der obigen Darstellung eine Erscheinung wieder, wie sie sich bei der Entstehung der basalen Verwachsungen in der von uns früher beschriebenen Weise nothwendig abspielen muss. Die beiden basalwärts aussprossenden Zellen des Stammes und Zweiges, deren untere Querwände in den jüngsten Stadien im Gegensatz zu Brand's Angaben für gewöhnlich einen rein stumpfen Winkel miteinander bilden, wachsen in ungefähr gleichem Verhältniss. Ihre Querwände behalten hierbei stets eine zur Wachsthumsrichtung senkrechte Stellung bei und ändern diese unter sich schliesslich soweit, dass sie häufig einen gestreckten Winkel bilden. Von einem „Hinaufschieben" bezw. einer Evection ist also nicht die Rede (vergl. Fig. 12 Taf. IX).

Wie wir später noch genauer sehen werden, können Winkeländerungen der beiden, die Knotenzelle oben abschliessenden Querwände auch dort eintreten, wo basale Verwachsungen fehlen. Indessen wird sich zeigen, dass derartige Aenderungen im Sinne der Evection seltener vorkommen und einen Specialfall darstellen[1]).

Brand hat verschiedene Abstufungen resp. Formen der Evection beschrieben, bei denen ich theilweise aber die Beziehungen zu der obigen Definition vermisse. Ist schon der Zusammenhang der Evectio dislocans[2]), einer Wuchsform, wo der Seitenzweig den Stamm gänzlich zur Seite drängt und dessen Platz einnimmt, während der Stamm in fast rechtem Winkel von der ursprünglichen Hauptachse absteht, mit dieser nur lose, so gilt dies in weit höherem Maasse für die folgenden zwei weiteren Beispiele. Eine „abweichende Art der Evection entsteht dadurch, dass der hinaufrückende Ast den Haftpunkt an der oberen Wand seiner Mutterzelle aufgiebt, die Insertionsebene auch ihre Orientirung nicht ändert, sondern unter Beibehaltung ihrer senkrechten Stellung einfach über das obere Ende der Mutterzelle hinweggleitet und mehr oder weniger auf die Seitenwand der nächstfolgenden Stammzelle hinaufrückt." Je nachdem der Ast nur zur Hälfte oder ganz auf die nächst höhere Stammzelle hinaufrückt, unterscheidet der Verf. insertio semitransvecta und insertio transvecta (vergl. l. c. Fig. 25 f. u. g. Auch mit transvectio wird dieser Vorgang bezeichnet). In welcher Weise sich der Verf. eine derartige Bewegung des ganzen Astes vorstellt, ist mir, offenbar auch ihm selbst räthselhaft geblieben.

---

1) Vergl. p. 387 u. 391.

2) Vergl. l. c. p. 182 und Fig. 24 Taf. III.

Es dürfte vielmehr Folgendes vorliegen: Schon früher hatte ich darauf hingewiesen[1]), dass Unregelmässigkeiten in der Intensität des basipetalen Wachsthums der Stamm- und Astzellen an einer Verzweigungsstelle vorkommen können. Unterbleibt unter besonderen Verhältnissen dasselbe bei der Zweigzelle ganz, so muss zunächst das Bild der insertio semitransvecta, später das der insertio transvecta entstehen, d. h. nicht der Ast, sondern die Querwand der Stammzelle vollführt die Ortsveränderung. Wenn ich auch nicht diese beiden zuletzt besprochenen Fälle in der Natur genau in der Form beobachtet habe, wie sie Brand abbildet, so reihen sie sich doch in den bisher behandelten Erscheinungscomplex so zwanglos ein, dass ein Zweifel an der Richtigkeit unserer Auffassung wohl nicht aufkommen kann.

Aus dem Vorstehenden dürfte sich mit hinreichender Deutlichkeit ergeben haben, dass die Bezeichnung der Evection den thatsächlichen Vorgängen nicht entspricht, wie überhaupt unter diesem Begriff ziemlich heterogene Erscheinungen zusammengefasst werden. In wie weit dies den systematischen Werth dieses Merkmals beeinflusst, bleibt dahingestellt.

II. Ueber die Verzweigungswinkel monosiphoner Algen[2]).

In dem folgenden Abschnitt möchte ich die Ergebnisse von Untersuchungen über die Verzweigungsverhältnisse einiger monosiphoner Algen mittheilen, die ich im Anschluss an die *Cladophora*-Studien unternommen habe. Sie beziehen sich der Hauptsache nach auf die Neigungswinkel der Zweige, deren Grössenverhältnisse für die Charakteristik des Habitus der einzelnen Pflanzen ja einen nicht unwesentlichen Faktor abgeben. Für die Richtung seitlicher Organe bei höheren Pflanzen kommen, wie wir wissen, neben der durch den Eigenwinkel angestrebten Stellung Richtungsreize verschiedentlicher Natur in Betracht. Es sei nur daran erinnert, dass nach den bekannten Untersuchungen Sachs'[3]) die Nebenwurzeln einen bestimmten Neigungswinkel zum Erdradius anstreben, wir brauchen nur auf den Einfluss des Lichtes hinzuweisen, um zwei der wichtigsten Factoren genannt zu haben. So wie uns das Verzweigungssystem einer vollständigen, lebenden Pflanze in seinem

1) Vergl. p. 376.
2) Vergl. Einleitung.
3) Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1874.

individuellen Gepräge entgegentritt, ist dasselbe als das Product hauptsächlich dieser und verwandter Factoren anzusehen, deren quantitativer Einfluss in Bezug auf das einzelne Organ allerdings noch wenig festgelegt ist. Was für die höheren Pflanzen gilt, gilt im Princip auch für die uns speciell interessirenden Algen.

Die erwähnten Einflüsse machen sich zunächst nur an den wachsenden resp. jüngsten Theilen des Individuums geltend. Was geschieht aber in den weiteren Altersstadien mit der einmal eingenommenen Stellung? Hier liegt schon rein theoretisch ein möglicherweise nicht unerheblicher Unterschied zwischen höheren und niederen Pflanzen vor. Bei den höheren Pflanzen ist die Plasticität eines Organes meist nur auf die Jugendstadien, für gewöhnlich sogar nur auf Theile eines Jahrestriebes beschränkt. Zur Befestigung wird im Inneren ein Skelett gebildet, welches zum grössten Theile aus todten Elementen besteht und für die Fixirung der einmal angenommenen Winkelgrösse sorgt. So geschieht es auch mit den Neigungswinkeln der Zweige zum Stamm. In älteren Stadien werden dieselben sich durch actives Wachsthum gar nicht oder nur wenig verändern. Allerdings kommen rein mechanische Factoren, wie die Last des Neuzuwachses, der Belaubung etc. in diesem Sinne häufig in Betracht und können zur Charakteristik des Wuchses einer Pflanze ganz wesentlich beitragen.

Bei den uns speciell interessirenden, monosiphonen Algen dagegen wird das Skelett durch die Zellhaut repräsentirt. Es liegt peripherisch und ist nicht todt. Da das Wachsthum der Zellen fast bis in das höchste Alter anhält, müssen auch stets Veränderungen der Zellhaut stattfinden, Veränderungen, die sich durch Längen- und Dickenwachsthum oder sonstige Umlagerungen, wie z. B. die *Cladophora*-Verwachsungen, kund thun. Wir werden uns fragen müssen, ob unter diesen Umständen die Stellungsverhältnisse von Stamm und Ast, namentlich die Grösse der Verzweigungswinkel, constant bleiben oder Variationen unterworfen werden, die vielleicht mit Wachsthumserscheinungen anderer Art in Beziehung zu setzen sind.

Einen directen Anlass zur Behandlung dieser Fragen gaben mir die *Cladophora*-Verwachsungen, wie sie sich nach den Angaben von Kolderup-Rosenvinge abspielen sollten, sowie die Brand'sche Evection. Ohne auf die bereits behandelten Einzelheiten zurückzukommen, braucht nur betont zu werden, dass nach dem erstgenannten Autor durch das „Abschälen" der äusseren Membran von der oberen Stammzelle an der Zweigachsel die Basalzelle des Zweiges mehr

und mehr an den Stamm herangezogen, d. h. aufgerichtet werden muss. Es resultirt schliesslich eine Reduction des Zweigwinkels auf 0°. Bei Brand haben wir die Evection zu berücksichtigen. Die Basalquerwand des Zweiges bewegt sich zu der oberen Querwand der Zweigmutterzelle derart, dass der von Beiden gebildete Winkel sich bis zu 180° vergrössert. Da aber die Querwände stets senkrecht zur Längsachse der Zellen stehen, so ist der Schluss berechtigt, dass der Zweig sich um genau denselben Winkel um seine Basis drehen muss und zwar nach dem Stammgipfel zu. In beiden Fällen wäre also eine mit dem Grade der Verwachsung zunehmende Verkleinerung des Neigungswinkels zu beobachten, die dann auch zur Verwachsung führen sollte. Dem entgegen hatte ich schon an anderer Stelle hervorgehoben, dass hierbei die Knickung der basalen Zweigzelle, in vielen Fällen auch der entsprechenden Stammzelle gar nicht verständlich wäre. Umgekehrt dagegen dieselbe als Wirkung eines äusseren Reizes, z. B. des Lichtes anzusehen, wäre zu gesucht; dürfte es doch sehr unwahrscheinlich sein, dass eine derartige Reaction nur an so localisirter Stelle und in so regelmässiger Weise vor sich ginge.

Die Verschiedenheit der Zweigwinkelgrössen.

In Anbetracht dieser Sachlage schien es mir nicht unwichtig, einmal zahlenmässig die Grössenverhältnisse der Verzweigungswinkel ein und derselben Pflanze zu prüfen und bei Vorhandensein von Differenzen nach bestimmten Gesetzmässigkeiten zu suchen. Aus Gründen, die ich schon in der Einleitung angab, habe ich mich hierbei nicht allein auf *Cladophora* beschränkt, sondern auch einige monosiphone Florideen zur Untersuchung herangezogen. Gemessen wurden die Winkel in der Achsel der Zweige. Die Messungen, mit einem Goniometer vorgenommen, waren insofern nicht schwierig, als die in Betracht kommenden Thalluspartien meist auf grössere Entfernungen hin fast schnurgerade verliefen [1]). Die Verwachsungen der untersuchten *Cladophora*-Arten konnten bis zu einem gewissen Grade vernachlässigt werden, namentlich wenn sie nur, wie bei *Cl. crispata*, geringe Dimensionen aufwiesen. Um die gewonnenen Zahlen unter sich vergleichen zu können, war es natürlich nothwendig, nur gleichwerthige Organe zusammenzustellen. Wo

1) Nur die jüngsten Verzweigungen von *Ceramium spec.* sind mehr oder minder gebogen.

Stamm und Zweig unterschieden werden konnte, wurden daher die Messungen hintereinander entweder nur am Stamm oder an einem Hauptzweige vorgenommen, sodass stets Aeste derselben Ordnung in Betracht gezogen wurden. Bei dichotomer Anordnung der Zweige fiel diese Bedingung fort. Aus dem soeben angeführten Grunde war es nothwendig, Adventivsprosse von unserer Betrachtung auszuschliessen. Ebenso schien es mir angebracht, die äussersten Verzweigungen, soweit sie bei älteren Exemplaren (z. B. *Cladophora spec.*) fiederartig sind, zunächst ebenfalls unberücksichtigt zu lassen[1]). Vergl. p. 404.

Die umstehenden Tabellen sind unter den soeben genannten Bedingungen ausgeführt. Sie geben der Reihe nach vom Gipfel nach der Basis die Winkelgrössen an. Soweit als möglich wurden ganz vollständige Pflanzen mit primärem Haftapparat untersucht, für *Cladophora* sogar ausschliesslich. Die wiedergegebenen Tabellen stellen nur einen Theil des wirklich Untersuchten dar, wie ich mich in Bezug auf die Pflanzen-Species in ihnen auch nur auf wenige Beispiele beschränkt habe. Zum Vergleich wurden in der letzten Tabelle die Messungen an einem Zweige einer Phanerogame, *Tilia*, beigefügt.

Die Winkelmessungen wurden, soweit als möglich, bei *Cladophora crispata* sogar ausschliesslich, an lebenden Pflanzen gemacht, da es denkbar war, dass der Einfluss der Turgors eine wesentliche Rolle spiele. Ich habe mich aber überzeugen können, dass Messungen der Winkelgrössen von frischen Pflanzen, nach Abtödten derselben an denselben Exemplaren wiederholt, gar keine oder nur so geringe Veränderungen zeigten, dass die Differenzen vernachlässigt werden konnten. Auch mit Vorsicht auf Carton unter Wasser aufgezogene Pflanzen liessen sich in trockenem Zustande unbedenklich für Winkelmessungen anwenden, da ja eine nachträgliche Verschiebung aus der ursprünglichen Lage nicht möglich war. Bei der sorgfältigen Ausführung der Kützing'schen Tabulae phycologicae habe ich nicht Anstand genommen, auf sie, soweit es sich nicht um directe Zahlenangaben handelte, hinzuweisen.

---

1) Thatsächlich befolgen sie ganz dieselben Gesetzmässigkeiten, wie wir später sehen werden.

Cladophora crispata junge ca. 1,25 cm lange Pflänzchen			*Cladophora crispata* ausgewachsene über 8 cm lange Pflanzen[1])		*Cladophora hamosa*	
Tab. I	Tab. II	Tab. III	Tab. IV	Tab. V	Tab. VI	Tab. VII
17°	33°	28°	40°	46°	30°	25°
36°	35°	57°	41°	58°	43°	35°
40°	40°	**70°**	56°	51°	41°	**41°**
54°	37°	68°	**72°**	63°	**60°**	40°
70°	52°		63°	64°	58°	
64°	**75°**		68°	**82°**	53°	
			62°		40°	
			64°		22°	
			60°		34°	
					26°	

Cladophora gracilis?	*Ceramium diaphanum*	*Tilia*-Zweig
Tab VIII	Tab. IX	Tab. X
60°	46°	80°
61°	57°	75°
92°	75°	70°
97°	75°	85°
	80°	70°
	89°	75°
	89°	80°
		80°
		80°
		75°
		80°

Wie zu erwarten war, zeigen die angegebenen Zahlenverhältnisse kleinere Unregelmässigkeiten, die uns jedoch bei den folgenden Betrachtungen nicht stören können. Jedenfalls vermögen wir an allen Tabellen mit Leichtigkeit eine bestimmte Gesetzmässigkeit der thatsächlich vorhandenen Grössendifferenz zu erkennen. Im Allgemeinen sehen wir den kleinsten Winkel an den jüngsten Verzweigungen liegen; basalwärts nehmen die Winkel an Grösse merklich zu. Das Maximum braucht jedoch nicht immer erst an der tiefsten Stelle erreicht zu werden, es kann vielmehr schon weit vorher eintreten, während die darüber hinausfolgenden Winkel wiederum mehr oder minder regelmässig an Grösse abnehmen (Tab. IV u. VI namentlich).

1) Vergl. Anmerkung zu p. 392.

Um kurz auf unsere Besprechung der Rosenvinge'schen und Brand'schen Angaben hinzuweisen, tritt demnach selbst an *Cladophora*-Pflanzen mit basalen Verwachsungen in den jüngeren Stadien stets eine Grössenzunahme der Neigungswinkel statt einer Abnahme ein[1]). Am weitesten schreitet die Grössenzunahme bei *Cladophora gracilis?* und *Ceramium spec.* vor, wo ich bisweilen Maximalwerthe beobachten konnte, die selbst 90° beträchtlich überschritten.

Die als Gegensatz angegebene Tabelle von *Tilia* zeigt von diesen Veränderungen, abgesehen von den immerhin geringfügigen Unregelmässigkeiten, nichts. Aehnliches habe ich bei *Fagus*, *Abies*, *Viscum* etc. etc. beobachtet.

Die Ursachen der Grössendifferenzen der Verzweigungswinkel.

Nachdem wir hiermit eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Veränderlichkeit der Neigungswinkel constatirt haben, wollen wir versuchen, uns diesen Thatbestand causal verständlich zu machen. Wir können theoretisch zwei Erklärungsmöglichkeiten aufstellen:

a) Die Verzweigungswinkel werden von vornherein verschieden gross angelegt, derart, dass die ersten Zweige den grössten, alle folgenden Aeste einen immer kleineren Neigungswinkel aufweisen.

b) Sämmtliche Zweige bilden bei ihrer Anlage denselben Winkel mit der Hauptachse, der aber im weiteren Verlaufe der Entwickelung allmählich grösser wird (in gewissen Stadien auch kleiner).

Bei der letzteren Annahme hätten wir zwei weitere Fälle zu unterscheiden:

b_1) Die Aenderung der Neigungswinkel tritt unter dem Einfluss äusserer Factoren auf.

b_2) Die Aenderung der Neigungswinkel ist von inneren Wachsthumsvorgängen abhängig, die einen unmittelbaren Einfluss äusserer Factoren nicht erkennen lassen.

Fassen wir die erste Möglichkeit ins Auge, so ist dieselbe insofern von vornherein ziemlich unwahrscheinlich, als dann ganz junge Pflanzen in ihrem Habitus ganz erheblich von älteren, aus-

1) Verwachsungen sind hier theilweise schon vorhanden.

gewachsenen Exemplaren abweichen müssten. Sämmtliche Winkelgrössen würden sich nämlich selbst in den jüngsten Stadien von vornherein um das Maximum gruppiren. Aus diesem Grunde habe ich für *Clad. crispata*, wo ich ganz speciell dieses Verhältniss verfolgt habe, Tabellen von verschieden alten Pflanzen desselben Standortes mitgetheilt. In beiden Fällen ist aber die Grössendifferenz der Minima sowohl wie die der Maxima nicht bedeutend[1]). Nur der Uebergang vollzieht sich an den jungen Pflanzen bei geringerer Zweigzahl schneller als bei den älteren. Graphisch dargestellt würden wir eine steilere Curve erhalten. Aehnliche Verhältnisse habe ich z. B. auch bei *Clad. hamosa* gemessen. Nach allem können wir die erste Annahme als nicht zutreffend fallen lassen. Erinnern möchte ich jedoch daran, dass die Dichte der Verzweigung in verschiedenen Altersstadien auch verschieden sein kann. Es braucht nur an die Fiederbildung erinnert zu werden. Auch zeigten die von mir untersuchten Exemplare von *Clad. hamosa* in ihren älteren Partien stets eine relativ geringere Zahl von Aesten bei entsprechend längeren Internodien.

Wenden wir uns dem zweiten Falle (b_1) zu, so werden wir als äussere Factoren wohl nur Schwerkraft und Licht zu berücksichtigen brauchen. Was die Schwerkraft anbetrifft, so ist ein wesentlicher Einfluss auf Algen in Bezug auf Reizwirkung noch nicht beobachtet worden, jedenfalls fehlt für unser Beispiel jeglicher Anhalt. Als Gewicht resp. Belastung kann sie aber bei dem fast gleichen specifischen Gewicht von Algenthallus und Wasser ebensowenig in Betracht kommen. Andererseits spielt das Licht bei dem Wachsthum des Algenthallus bekanntlich eine hervorragende Rolle. In Bezug auf das uns interessirende Phänomen dürfte aber auch sein Einfluss zu vernachlässigen sein. Einmal ist es unwahrscheinlich, dass selbst ganz alte Thalluspartien auf Lichtreize in dem genannten Sinne reagiren sollten, während man sich überall überzeugen kann, dass hauptsächlich der Neuzuwachs resp. die jüngeren Zonen eine bestimmte Stellung zum Licht einzunehmen trachten. Ferner spricht aber die Regelmässigkeit in dem Auftreten der Erscheinung in Anbetracht der doch meist ganz verschiedenen Stellung der einzelnen Pflanzen zum Lichteinfall, die häufig auch noch durch

1) Dass bei den älteren Pflanzen die Anfangswinkel grösser als bei den jüngeren ·d, hängt damit zusammen, dass die letzten, meist fiederartigen Verzweigungen weg-assen wurden.

Wasserbewegung etc. wechselt, entschieden dagegen[1]). Nach Allem müssen wir unser Augenmerk auf die letzt angeführte Möglichkeit richten, und es dürfte, wie wir im Folgenden sehen werden, auch nicht schwer sein, das zu besprechende Phänomen mit anderen, bekannten Wachsthumsvorgängen der Zellen in Beziehung zu setzen.

Da in den meisten Fällen die Stamm- und Zweigachsen von der Verzweigungsstelle aus auf längere Strecken hin gerade verlaufen, ohne besondere Abweichungen in ihrer Gestalt[2]), die für die Winkeländerungen etwa verantwortlich gemacht werden könnten, aufzuweisen, so müssen wir unsere Aufmerksamkeit besonders auf den Vereinigungspunkt der drei in Frage kommenden Zellfäden d. h. auf die Zweigmutter- oder Knotenzelle lenken. Da wir in allen zu besprechenden Fällen die Voraussetzung machen dürfen und wollen, dass die Querwände der Zellen senkrecht zu deren Längsachse stehen[3]), so ist selbstverständlich, dass mit einer Aenderung der Stellung der Basalzellquerwand eine entsprechende Stellungsänderung der dazu gehörigen Zelle, bezw. des ganzen Zellfadens stattfindet, d. h. dass also die genannte Zweigmutterzelle in ihren Gestaltsänderungen die Abweichungen der Neigungswinkel in getreuem Bilde wiedergeben muss.

1. Dichotome Verzweigung.

Um zunächst der Schwierigkeit zu entgehen, mit einer verschiedenen Dicke des Stammes und Zweiges rechnen zu müssen,

1) Ich möchte glauben, dass in vielen Fällen der richtende Einfluss des Lichtes auf die Zweige höherer Ordnungen nur gering ist. In dieser Beziehung sei an die Aegagropilen-Algenformen und die halbkugelige Polster bildenden Algen erinnert, bei denen trotz verschiedenseitiger Beleuchtung ein Unterschied in der Verzweigung nicht zu erkennen ist. Bei Pflanzen von *Clad. crispata*, welche ich vor einiger Zeit in Kultur nahm, konnte ich beobachten, dass noch im Freien angelegte Zweige im Zimmer trotz sicherlich anderer Beleuchtungsrichtung genau in der ursprünglich gegebenen Richtung weiterwuchsen. Andererseits kann man bei Meeresalgen, welche in den Kulturen nicht zusagende Bedingungen vorfinden, als halb pathologische Erscheinung intensiv positiven oder negativen Heliotropismus beobachten (vergl. Nordhausen: Zur Anatomie u. Physiol. einiger rankentragender Meeresalgen. Jahrb. f. wiss Botan., Bd. XXXIV, 1899, p. 254). Uebrigens sei noch an die Mistel erinnert, die ja bekanntlich wenig oder garnicht heliotropisch bezw. geotropisch reagirt.

2) Es handelt sich ausschliesslich um Algen mit cylindrischen oder fast cylindrischen Zellen.

3) Abweichungen, wie sie selten vorkommen, z. B. bei *Bornetia*, *Sphacelaria*, mögen unberücksichtigt bleiben.

wollen wir uns einer Alge zuwenden, deren Verzweigung dichotom verläuft, nämlich *Ceramium* [1]). Hierbei ist es gleichgültig, ob die Dichotomie echt oder wie in unserem Beispiel unecht ist, da es für uns in erster Linie nur darauf ankommt, dass die jungen Aeste von vornherein möglichst gleiche Dimensionen aufweisen. Ich habe speciell *Ceramium* gewählt, weil diese Gattung in ihren ganzen Aufbauverhältnissen bereits eine sorgfältige Durcharbeitung durch Cramer [2]) erfahren hat; namentlich habe ich auch die dieser Arbeit beigegebenen Tafeln gut verwerthen können.

Die Dichotomie von *Ceramium* entsteht dadurch, dass in der Scheitelzelle zunächst eine stark geneigte Wand auftritt, der sogleich eine zweite, entgegengesetzt geneigte folgt. Hierdurch entstehen zwei annähernd gleich grosse Scheitelzellen und eine Knotenzelle, welche, von cylindrischer Form, an ihrem oberen Ende keilförmig zugespitzt ist (vergl. Fig. 8a, 8b Taf. IX). Führen wir einen idealen Medianschnitt innerhalb der Verzweigungsebene durch eine etwas ältere Knotenzelle, so erhalten wir das in Fig. 9 Taf. IX dargestellte, schematisirte Bild. Wir haben ein Rechteck, auf dessen schmaler, oberer Seite ein gleichschenkliges Dreieck aufgesetzt ist. Ueber jedem Schenkel als schmale Seite ist wiederum ein längliches Rechteck errichtet. Bei dieser Construction ist zunächst die Voraussetzung gemacht, dass die Knotenzelle in ihrem unteren Theile rein cylindrisch ist, was, wie wir später sehen werden, nicht immer zutrifft. Die Seiten des beschriebenen gleichschenkligen Dreiecks stellen die Dicken der Stamm- (a) und Zweigzellen (b, b) dar.

Den Neigungswinkel α auf den es uns speciell ankommt, kann man nun leicht in Beziehung zu den Grössen a und b setzen. Da die Basiswinkel des Dreiecks $= \frac{\alpha}{2}$ sind, so kann nach Fällung des Lotes die Gleichung abgelesen werden $\cos \frac{\alpha}{2} = \frac{a}{2 \cdot b}$ d. h. mit der Dicke der Seitenäste und der Stammzelle ist die Grösse des Neigungswinkels gegeben.

In jedem Altersstadium können wir nun dieselbe Figur construiren, es gilt mithin auch dieselbe Formel für den Neigungs-

1) Die Berindung an den Querwänden kann nicht stören, da wir nur möglichst wenig berindete Arten ausgewählt haben.

2) Ueber Ceramiaceen Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer. 4. Heft, 1857, Zürich.

winkel. Was geschieht aber im weiteren Verlaufe des Wachsthums? Für unseren speciellen Fall wissen wir, dass nachträgliche Zelltheilungen nicht mehr vorkommen, wohl aber Längen- und Dickenwachsthum stattfindet. Von dem ersteren dürfen wir absehen, dagegen bedeutet das Dickenwachsthum eine Vergrösserung der Seiten unseres Dreiecks in Fig. 9, mithin eine Veränderung seiner Gestalt. Welchen Einfluss aber hat dies auf den Winkel α? Da es von vornherein möglich erscheint, dass das Dickenwachsthum sich in Stamm und Zweig nicht in gleichem Verhältniss abspielt, so müssen wir drei Fälle in Betracht ziehen. Der Winkel α bleibt derselbe, sobald das neue Grössenverhältniss $\frac{a^1}{2\,b^1} = \frac{a}{2\,b}$ ist. Wird dagegen $\frac{a^1}{2\,b^1} > \frac{a}{2\,b}$ oder $\frac{a^1}{2\,b^1} < \frac{a}{2\,b}$, so muss α^1 kleiner oder grösser als α werden, d. h. wachsen Stamm und Zweig in gleichem Verhältniss in die Dicke, so bleibt der Verzweigungswinkel derselbe. Wächst dagegen der Stamm langsamer, resp. weniger in die Dicke als die beiden Zweige, so wird der Winkel grösser, im umgekehrten Falle kleiner.

Für das von uns gewählte Beispiel *Ceramium* kommen im Grossen und Ganzen nur Grössenzunahmen des Neigungswinkel, selten einer der beiden anderen Fälle in Betracht. Es steht dies nach dem oben Gesagten damit im Zusammenhang, dass die Dicke der Zweige im Alter sich mehr und mehr der des Hauptstammes nähert. Um zum Belege einige Zahlenwerthe anzugeben, brauche ich nur eine von Cramer (l. c. p. 27) zusammengestellte Tabelle für *Centroceras leptacanthum* zu benutzen. Diese Tabelle führt die Dickenmaasse des Thallus, der Reihe nach an sämmtlichen Querwänden gemessen, für mehrere aufeinander folgende Internodien derselben Pflanze auf. Es sei wiederum a die Dicke des Muttersposs, b_1 und b_2 die der beiden Dichotomieäste, sämmtlich an der Knotenzelle gemessen. Die Zahlenwerthe[1]) für drei von der Basis nach der Thallusspitze auf einander folgende Knotenzellen sind:

A.		B.		C.	
a	$= 30$	a	$= 30$	a	$= 30$
b_1	$= 27$	b_1	$= 24$	b_1	$= 23$
b_2	$= 26$	b_2	$= 25$	b_2	$= 23$
a/b	$=$ 1,13	a/b	$=$ 1,22	a/b	$=$ 1,304

1) „Die Maasseinheit ist der Abstand zweier Mikrometertheilstriche = 0,0044 mm" (Cramer).

Als vierten Werth habe ich noch das Verhältniss der Stamm- zur Zweigdicke, das ja proportional cos $\frac{\alpha}{2}$ ist, angeführt; da aber die Zweige, wie vorauszusehen, nicht immer genau gleiche Dicke besitzen, so wurde aus beiden das arithmetische Mittel genommen. Die Abnahme von a/b nach der Basis ist evident, ebenso wie das auf Taf. XLV Fig. 12 u. 13 von Cramer (l. c.) wiedergegebene Bild der gemessenen Pflanze eine Grössenzunahme der Verzweigungswinkel erkennen lässt.

Die Werthe von cos $\frac{\alpha}{2}$ können die verschiedensten Grössen annehmen. Ein Minimum wird erhalten, wenn $b = \frac{a}{2}$, also $\alpha = 0$ ist. Nach Taf. L Fig. 19 (Cramer l. c.) nähern sich die jungen Verzweigungen von *Hormoceras pygmaeum* diesem Werthe erheblich. Nach der anderen Seite dürfte bei der Voraussetzung $b = a$, $\cos\frac{\alpha}{2} = \frac{1}{2}$, $\alpha = 120^0$ ein gewisser Maximalwerth erreicht sein, der wohl kaum überschritten, selten auch nur erreicht wird, zumal häufig noch mit anderen Factoren zu rechnen ist, wie wir im Folgenden sehen werden.

Wenn auch bisher betont wurde, dass im Grossen und Ganzen die Verzweigungswinkel der *Ceramium*-Arten nach der Basis zu grösser werden, kommen doch bisweilen periodische Abweichungen vor und zwar an den jüngsten Thalluspartien. Bei verschiedenen von Cramer abgebildeten Arten sehen wir nämlich die ersten paar Verzweigungswinkel nach der Basis zu zunächst kleiner werden, dann aber bis zur Basis selbst wieder an Grösse zunehmen. Wir haben an solchen Pflanzen also zwei Maxima, von denen ein kleineres direct an der Spitze, das andere an der Basis liegt. In einem Falle lag sogar das erstere etwas unterhalb der Spitze.

Um uns diese Vorgänge verständlich zu machen, müssen wir die Wachsthumsgeschichte des einzelnen Internodiums genauer verfolgen. Nach Cramer (l. c. p. 26) ist die Dicke eines Internodiums nicht überall gleich, sondern zeigt gewisse gesetzmässige Abweichungen. In den jüngsten Stadien zeigt das basale Ende den grössten Durchmesser[1]). In späteren Stadien rückt dieses Maximum bis zur Mitte und darüber hinaus. Zuletzt befindet es sich am oberen Ende. An den älteren Internodien wird aber der schliesslich noch

1) Die Zwischenglieder stellen einen gleichmässigen continuirlichen Uebergang zwischen Maximum und Minimum her.

bestehende Unterschied zwischen oberem und unterem Ende durch nachträgliches Wachsthum der basalen Theile allmählich aufgehoben. Dem oberen Ende eines Internodium entspricht nun die Grösse *a*, dem unteren die Grösse *b* unserer Fig. 9; natürlich gehören sie verschiedenen Internodien an. Damit aber die zuerst ein Minimum darstellende Grösse *a* zu einem Maximum wird, bedarf es eines unverhältnissmässig stärkeren Wachsthums als die Grössen *b*. Nach unserer Formel bedeutet dies eine Verkleinerung des Winkels *α*[1]. In den weiteren Stadien dagegen bleibt die Grösse *a* fast constant, während *b* sich mehr und mehr *a* nähert. Hier liegt also gerade das umgekehrte Verhältniss vor, woraus eine Grössenzunahme von *α* resultiren muss. In den letzten Tabellen (p. 395) tritt uns dies darin entgegen, dass *a* in sämmtlichen drei Knoten denselben Werth besitzt.

Es war bisher die Voraussetzung gemacht worden, dass die Knotenzelle in ihrem unteren Theile ganz oder fast rein cylindrisch ist. Hierdurch konnte ganz allgemein *a* als die durchschnittliche Dicke des oberen Internodiumendes angegeben werden. Neben dieser Form tritt nun sehr häufig der Fall auf, dass die Knotenzelle sich nach der Verzweigungsstelle hin mehr oder minder erheblich erweitert, dass also ihr unterer Theil einem abgestumpften Kegel entspricht (vergl. Fig. 10 Taf. IX). Die Grösse *a* übertrifft also die durchschnittliche Dicke des oberen Internodiumendes, welche durch die Basalquerwand der Knotenzelle repräsentirt wird. In diesem Verhalten liegt eine weitere Erklärung der erwähnten Abweichungen in der Zunahme der Winkelgrössen.

Meistens ist nämlich die Kegelgestalt der Knotenzelle in den jüngsten Stadien noch nicht vorhanden, wie überhaupt der untere Theil der Zelle häufig ganz flach, scheibenförmig ist. Erst beim weiteren Wachsen streckt sich dieser Theil ausserordentlich, gleichzeitig findet aber die kegelförmige Verbreiterung in der mittleren Zone statt. Dieses Wachsthum bedeutet nun bei Berücksichtigung der schon früher erwähnten Verhältnisse eine aussergewöhnliche Grössenzunahme von *a*, mithin Verkleinerung von *α*. In den späteren Stadien wird dann dieser besondere Wachsthumsprocess sistirt, das Dickenwachsthum erfolgt vielmehr an allen Theilen

1) Nicht überall braucht eine absolute Verkleinerung von *α* zu resultiren. Denn je nachdem die Dickendifferenz innerhalb des Internodiums gross oder klein ist, und je nachdem die durchschnittliche Dickenzunahme der aufeinander folgenden Internodien schnell oder langsam erfolgt, kann bald eine directe Verkleinerung, bald eine nur verlangsamte Grössenzunahme von *α* eintreten.

der Knotenzelle in annähernd gleichem Verhältniss. Die resultirende Veränderung des Winkels α ist dann dieselbe, wie sie früher besprochen wurde, d. h. stete Grössenzunahme nach der Basis zu. Wie bereits bei der Besprechung des Dickenwachsthums der Internodien betont wurde, braucht auch hier natürlich nicht immer eine directe Verkleinerung der Winkel in den jüngsten Stadien zu resultiren. Je nachdem die einzelnen Grössenverhältnisse sich mehr oder weniger scharf ausprägen, kann schliesslich auch nur eine Verlangsamung der Grössenzunahme eintreten. Um auf einige Beispiele hinzuweisen, möchte ich die bei Cramer (l. c.) abgebildeten Algen *Centroceras armatum* (Taf. XLVII, Fig. 14, 12) und *Hormoceras diaphanum* (Taf. LI, Fig. 1) nennen. Bei der erstgenannten Pflanze liegt z. B. das Minimum der Winkelgrösse am vierten resp. fünften Knoten.

Als Vertreter von dichotom verzweigten Algen, bei denen die Grössenzunahme der Winkel nach der Basis gleichmässig und prägnant fortschreitet, seien noch nach Kützing Tab. phycol. genannt: *Griffithia furcellata* Vol. 12 Tab. 30, *Gongroceras fastigiatum* Vol. 12 Tab. 79 und *Griffithia sphaerica* Vol. 12 Tab. 26. Weitere Beispiele ebenda.

Auf die bisher besprochenen Dichotomie-Fälle habe ich besonderes Gewicht gelegt, da sie ihrer Einfachheit wegen eine strengere Durchführung ermöglichten. Complicirter gestalten sich dagegen die Verhältnisse, wenn wir es mit Stamm und Zweig resp. Haupt- und Nebenachsen zu thun haben. Ich will hier nur in groben Zügen das Wichtigste skizziren.

2. Seitliche Verzweigung.

In den seltensten Fällen steht die Basalquerwand des Zweiges senkrecht zur oberen Querwand der Zweigmutterzelle (vergl. p. 383). In entsprechendem Maasse erweitert sich daher meist letztere nach der Spitze zu. Sehr häufig, namentlich in älteren Stadien, bildet der Stamm selbst keine gerade Linie, sondern ist an jeder Verzweigungsstelle nach der dem Zweige entgegengesetzten Seite abgelenkt[1]). Zur Vereinfachung unserer Betrachtung müssen

---

1) In dem Folgenden wurde nur einseitige Verzweigung berücksichtigt, da opponirte Verzweigung principiell nichts Neues bietet. Für gewöhnlich fehlt aber meist die Ablenkung des Stammes (sog. unterbrochene Nutation nach Wiesener) bei letzterer (ausgenommen bei verschiedener Dicke der Aeste).

wir daher zwei Fälle unterscheiden, je nachdem eine Ablenkung der Hauptachse stattgefunden hat oder nicht. Beginnen wir mit dem Letzteren.

Zur Benennung der einzelnen Grössen sei auf Fig. 11 hingewiesen. b und d bedeuten die Querwände der Knotenzelle, c die Basalquerwand des Zweiges; a repräsentirt die dickste Stelle der Knotenzelle. Um die Veränderungen des Winkels α zu verfolgen, ist es am bequemsten, die Umgestaltung des Vierecks, resp. genauer Trapezes zu beobachten, welches von a, b, c und e (dem entsprechenden Stück der gegenüberliegenden Längswand) gebildet wird. Da wir die Voraussetzung machten, dass der Hauptstamm nicht abgelenkt wird, so müssen b, a und d stets unter einander parallel bleiben und senkrecht zur Hauptachse stehen. Wenn daher die Seite c sich verlängert, so muss e in entsprechendem Maasse wachsen; geschieht dies nicht, so findet eben eine Ablenkung der Hauptachse statt, wovon wir später sprechen werden. Zwischen α und a, b, c lässt sich nun leicht eine Beziehung herstellen, wenn wir von der Zweigachsel aus ein Lot auf a gefällt denken. In dem so entstandenen rechtwinkligen Dreieck ist der dem Lot gegenüberliegende Basiswinkel $= \alpha$, demnach $\cos \alpha = \frac{a-b}{c}$. Die Discussion dieses Ausdruckes ergiebt im Wesentlichen Folgendes: Wachsen a, b, c in gleichem Verhältniss, so bleibt α gleich gross. Wachsen c oder b, oder c und b verhältnissmässig stärker, so muss der Winkel grösser werden. Nimmt besonders a an Grösse zu, so wird α kleiner. Trifft dies für a in Combination mit b oder c zu, so lässt sich der Ausgang allerdings nicht ohne Weiteres angeben, da sich die Wirkungen theilweise aufheben[1]).

Diese Verhältnisse habe ich zahlenmässig speciell an *Cladophora*-Arten (*crispata* und *hamosa*) und zwar an jüngeren Stadien, wo Ablenkungen der Hauptachse noch gar nicht oder nur wenig vorhanden waren, geprüft[2]). Zu beachten ist, dass schon in den jüngsten Stadien $a > d$ ist, und dass das Verhältniss $a : d$ auch im weiteren Verlaufe sich nicht wesentlich verändert. Die Grössen-

1) Bei opponirter Verzweigung muss die Formel lauten $\cos \alpha = \frac{a-b}{2c}$.

2) Diese und die folgenden Beobachtungen lassen sich an den meisten monosiphonen Algen mit einseitiger oder opponirter Verzweigung anstellen. Ich verzichte daher, weitere Beispiele aufzuzählen, und möchte nur auf das bekannte Tafelwerk von Kützing (Tab. phycol.) nochmals hinweisen, speciell die Ceramiaceen (*Callithamnion*, *Griffithia* etc.).

zunahme von a entspricht also der durchschnittlichen Dickenzunahme des durch d repräsentirten oberen Internodiumstückes. Ausserdem aber ist auch bei allen *Cladophora*-Arten, und dies dürfte mehr oder minder für sämmtliche monosiphonen Algen gelten, zu beobachten, dass die Dicke der Zweige sich nach der Basis zu mehr und mehr der des Stammes nähert[1]). Ein aussergewöhnliches Wachsthum von a fehlt im Allgemeinen, kommt dagegen für c in Betracht; mithin muss eine Vergrösserung von a eintreten.

In Bezug auf das Dickenwachsthum der Internodien, speciell von *Cladophora crispata* möchte ich noch einige kurze Bemerkungen an dieser Stelle einfügen. Die Dicke der Zellen ist nicht an allen Stellen des Internodiums gleich, wie die beigegebene Tabelle zeigt. Diese giebt den Durchmesser der Zellen, an deren Querwänden gemessen, an und zwar für zwei auf einander folgende Internodien, von oben nach unten[2]).

(17)	Zweigmutterzelle.
13	
14	
13,5	
13	
12	
(20)	Zweigmutterzelle.
16	
16	
15	
17	
15	
15	
13,5	
13,2	
12,2	
	Zweigmutterzelle.

Aus der Tabelle ersehen wir, dass die Basalquerwände der Internodien den kleinsten Durchmesser besitzen. Nach oben zu nehmen sie an Dicke zu, um aber plötzlich, mitten im Internodium, wieder kleiner zu werden. Von hier aus werden die Zellen aber wiederum dicker bis zum Ende des Internodiums. Für gewöhnlich wiederholt sich dieser Vorgang nur einmal, bisweilen auch zweimal im Internodium.

---

1) Ich glaube auf Zahlenbelege verzichten zu dürfen. Uebrigens sei nur auf Fig. 2 hingewiesen, wo z. B. eine Differenz kaum noch vorhanden ist, während sie in jungen Stadien derselben Pflanze recht erheblich war (vergl. p. 402).

2) Die in Klammern gesetzten Zahlen geben ausserdem die Grösse a in Fig. 11 an, d. h. sie sind an der dicksten Stelle der Knotenzelle (Zweigmutterzelle) gemessen, also ausnahmsweise nicht an der Querwand.

Theilweise erinnern diese Verhältnisse an die früher besprochenen Messungen von Cramer an *Ceramium*; nur fehlen dort die Absätze innerhalb der Internodien. Diese Absätze treten an den ältesten Querwänden auf, d. h. den ersten Theilungswänden der ursprünglich noch aus je einer Zelle bestehenden Internodien. Die basalwärts an solch' eine ältere Wand anstossende Zelle erweitert sich tonnenartig, nimmt aber nach unten ein Wenig wieder an Dicke ab, so dass die Basalquerwand, entsprechend dem oben erwähnten Absatze, grösser als die obere Querwand ist (vergl. Fig. 3a und b, Taf. IX). In älteren Stadien rückt, wie wir früher gesehen haben, dieselbe Querwand an die dickste Stelle, mit entsprechender Faltenbildung (vergl. p. 375). Ich habe auch bei *Cladophora hamosa* ähnliche Verhältnisse gefunden, doch bei Weitem weniger ausgeprägt. Im Uebrigen finden sich dieselben Grössendifferenzen schon in ganz jungen Stadien, so dass also eine Auswechselung der Dickenmaxima und -Minima wie bei *Ceramium* nicht eintritt.

Wir haben bisher die Ablenkung[1]) des Hauptstammes unberücksichtigt gelassen. Wir werden uns fragen müssen, in welcher Weise die bisherigen Resultate durch sie beeinflussst werden. Die Ursache zur Ablenkung ist offenbar ein ungleiches Wachsthum der Seitenwände der Knotenzelle. Diese Zuwachsdifferenz kann sich, wie es fast ausschliesslich vorkommt, in der Zone der Zweiginsertion, seltener in dem unteren Theile der Knotenzelle bemerkbar machen. In dem ersten Falle können wir uns das Resultat, wenigstens in den ersten Entwickelungsstadien, an der Fig. 11 leicht veranschaulichen. Wächst die Seite resp. Wand *c* (und nur dann kann eine Ablenkung stattfinden), während der übrige Theil derselben Zone, repräsentirt durch die Seite *e*, sich nicht im entsprechenden Maasse verlängert, so stellt sich die Seite *b* schräg zu *a*, und zwar bilden beide einen Winkel, der gleich dem Ablenkungswinkel ist. Um ungefähr denselben Winkel muss sich aber der Verzweigungswinkel ebenfalls vergrössern, abgesehen von den übrigen zu gleicher Zeit eintretenden Veränderungen, wie wir sie bereits behandelt haben. Der Einfluss der besprochenen Ablenkung führt also meist zu einer noch stärkeren Vergrösserung des Zweigwinkels[2]).

1) Wie ich dies bereits früher erwähnte, tritt die Ablenkung in merklicher Weise häufig erst in grösserer oder geringerer Entfernung von der Spitze ein.

2) Bei Annahme von 4 Variabeln (a, b, c, e), wie in diesem Falle, würde durch Aufstellung einer mathematischen Formel Nichts an Uebersichtlichkeit gewonnen werden, weshalb ich hierauf verzichte. In den ältesten Stadien kommen übrigens mit geringen Abweichungen die Dichotomieformeln zur Geltung (vergl. Anm. 1, p. 400).

Ich habe dies wiederum an den *Cladophora*-Arten studirt, namentlich an *Clad. crispata*. Je mehr aber die Ablenkung fortschreitet, um so mehr nähern sich die Verhältnisse denen der Dichotomie, wie ja auch meist falsche Dichotomien an den alten Stadien der genannten Pflanzen zu finden sind.

Eine Wachsthumsdifferenz in dem unteren Theile der Knotenzelle habe ich z. B. bei *Callithamnion Borreri* finden können, aber in Verbindung mit dem im vorhergehenden Absatz Besprochenen. Dieser Wachsthumsvorgang ist daran leicht kenntlich, dass die Knotenzelle in ihrem unteren Theile bogenförmig gekrümmt ist. Einen Einfluss auf die Zweigstellung hat dieser Vorgang nicht. Er ist aber auch so selten, dass er für uns kaum in Betracht kommt.

Mit Bezug auf die seitlichen Ablenkungen der Hauptachsen, veranlasst durch das Wachsthum der Zweige, möchte ich noch Folgendes erwähnen. Wie bereits Berthold[1]) angiebt, kann eine Ablenkung schon in den ersten Jugendstadien des Zweiges rein mechanisch vor sich gehen. Durch den Turgor befinden sich sämmtliche Zellwände in Zugspannung. Wird nun eine der Längswände, wie es bei Bildung eines neuen Seitensprosses geschieht, durch die kuppenartige Vorwölbung des letzteren local geschwächt, so tritt einseitige Verlängerung und mithin Knickung der Zelle ein. Als Beispiel möchte ich, abgesehen von den von Berthold genannten verzweigten Algen, gewisse Arten von *Spirogyra* und *Mougeotia* anführen, wo der sonst gerade Zellfaden bei Bildung eines Conjugationssprosses mehr oder minder knieförmig gebogen wird. Nicht jeder seitliche Spross ruft aber eine Ablenkung hervor. Hauptsächlich wird der Durchmesser des neuen Sprosses hierbei in Betracht kommen. Je grösser dieser ist, um so stärker wird die Ablenkung sein, ja, eine solche wird meist erst eintreten können, wenn das Dickenverhältniss von Stamm und Spross eine gewisse Grösse erreicht hat. In seltenen Fällen nur dürfte eine Ablenkung der Mutterzelle durch ein ausgleichendes Membranwachsthum der übrigen Theile der Insertionszone verhindert werden.

In dem von uns zuerst besprochenen Falle der Ablenkung des Stammes ist in erster Linie das Dickenwachsthum des Zweiges als Ursache verantwortlich zu machen. Aber hier dürfen wir nicht immer die Ablenkung als rein passiv erfolgt denken; sicherlich

---

1) Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd XIII, 1882, p. 636.

spielen hierbei correlative Wachsthumsvorgänge eine nicht unwesentliche Rolle. Es braucht ja nur an die vielen Fälle erinnert zu werden, wo eine Ablenkung selbst bei Dickenzunahme des Zweiges nicht erfolgt und zwar durch ausgleichendes Wachsthum der gegenüberliegenden Zellwandpartien inhibirt wird[1]) (vergl. p. 399).

In Bezug auf meine Untersuchungen an *Cladophora* möchte ich noch den Einfluss der Verwachsungen auf die Grösse des Zweigwinkels besprechen. Ein solcher macht sich nämlich bisweilen in nicht unerheblichem Maasse geltend. Wachsen die Zweigbasiszelle und die dieser entsprechende Stammzelle in der im ersten Abschnitt unserer Arbeit besprochenen Weise in die Knotenzelle hinein, so zeigt der Neuzuwachs jeder Zelle entsprechend den beengten Raumverhältnissen einen nur geringen Durchmesser. Dies geht aber nur bis zu einer gewissen Grenze. In älteren Stadien wachsen alsdann auch diese Zellpartien in die Dicke und die Folge ist eine Auftreibung des ursprünglich oberen Theiles der Zweigmutterzelle (vergl. Fig. 12 Taf. IX). Dies ist aber gleichbedeutend mit einer unverhältnissmässig starken Vergrösserung von a (vergl. die bekannten beiden Formeln)[2]), die wiederum eine Verkleinerung von α zur Folge haben muss. In den auf p. 390 wiedergegebenen Tabellen ist dieser Einfluss in älteren Stadien auch ganz deutlich[3]). Auch bei *Clad. rupestris*, wo sich die Zweigwinkel nicht exact messen liessen, da daselbst meist 2—3—4 Zweige einer Mutterzelle entsprangen, scheint die Steilheit der Aeste im Zusammenhang hiermit zu stehen[4]). Bei *Clad. gracilis* dagegen kommt dieser Einfluss nicht zur Geltung (vergl. Fig. 2 Taf. IX).

---

1) Ablenkungen kommen auch bei opponirter Verzweigung vor, sobald die Zweige ungleiche Dicke aufweisen, z. B. *Pterothamnion floccosum Näg.* und *Pt. plumula Nägeli*. Vergl. Pflanzenphysiol. Untersuchung. von Nägeli u. Cramer, H. 1, p. 54.

2) Bei den *Cladophora*-Verzweigungen mit vorgeschrittenen basalen Verwachsungen wurden die Grössen b und c natürlich an den Stellen gemessen, wo sich die Querwände ursprünglich befunden hatten, nicht wo sie sich zur Zeit der Untersuchung befanden.

3) Bei *Cladophora crispata* traten übrigens bisweilen an älteren Verzweigungen eigenartige Verbiegungen des Zweiges sowie Stammes ein, derart, dass sie sich in der Nähe der Verzweigungsstelle bald nach innen, bald nach aussen krümmten. Die Krümmungen erstreckten sich auf mehrere Zellen und beruhten offenbar auf ungleich vertheiltem Wachsthum. Ob dieses activ oder passiv, durch äussere Kräfte verursacht, war, vermag ich nicht anzugeben.

4) Die obengenannten Phänomene scheinen Brand (l. c.) bei der Aufstellung seiner Evection mit beeinflusst zu haben. Wie wir gesehen haben, können allerdings Verkleinerungen der Verzweigungswinkel und entsprechende Aufrichtung der Quer-

Bei der Aufstellung der auf p. 390 wiedergegebenen Tabellen der Verzweigungswinkel war für *Cladophora* betont worden, dass die Zweigfiedern nicht berücksichtigt waren. Ich will an dieser Stelle das Versäumte nachholen.

Bei allen unseren Betrachtungen der Gestaltsveränderungen der Knotenzelle war das principiell Wichtige, dass die eingeführten variabeln Grössen gleichzeitig die Dicke der Querwände, sowie der Internodien repräsentirten, ausserdem auch alle Grössenveränderungen in demselben Verhältniss wie bei den Internodien erfolgten. Anders liegen die Verhältnisse bei den Fiedern. Die Basalquerwand eines noch einzelligen Fiederastes ist nämlich meist kleiner als der übrige Zelldurchmesser. Die so gebildete Einschnürung ist in etwas älteren Stadien noch vorhanden, doch bedeutend kleiner, während der Zelldurchmesser nur wenig zugenommen hat. Bei den älteren Fiedern ist die Einschnürung nicht mehr vorhanden. Im Grossen und Ganzen sind also die Aeste nicht dicker geworden, während trotzdem, entsprechend dem aussergewöhnlichen Wachsthum der Basalquerwände, auch unter den einzelnen Fiederästen die Winkelgrössen in derselben Weise, wie an dem übrigen Thallus, sich geändert, und zwar vergrössert haben. Unter diesen Voraussetzungen können also auch diese Werte den in den Tabellen angeführten zugefügt werden.

Schlussbetrachtung.

Zum Beginn des zweiten Theiles der vorliegenden Arbeit war unter Anderem der etwaige Einfluss äusserer Factoren speciell des Lichtes auf die genannten Winkelveränderungen besprochen worden. Wenn die daselbst angeführten Argumente die Richtigkeit dieser Annahme sehr unwahrscheinlich machten, so dürften die vorstehenden Ausführungen einen directen Beweis hiergegen darstellen [1]). Wir

---

wände unter gewissen Bedingungen vorkommen. An *Cladophora*-Arten ohne jegliche basale Verwachsungen habe ich sie nicht genauer studirt, aber hier sollen sie ja nach den eigenen Angaben Brandt's garnicht typisch auftreten; die typischen Fälle habe ich bereits früher besprochen.

1) Ohne speciell das Licht im Auge zu haben, zeigt sich der Einfluss anderer Factoren auf die Winkelgrösse insofern, als z. B. die sämmtlichen Winkel einer Pflanze bisweilen weit grösser sind als die einer anderen. Während eine Pflanze von *Cladophora crispata* Winkel von 17—70° aufwies, waren die einer anderen nicht unter 60—65° im Minimum. Pflanzen der letzten Art fand ich z. B. im Beginn des Winters, auch änderten sich Kulturexemplare sehr bald in diesem Sinne.

wissen allerdings, dass in vielen Fällen der Reiz percipirende Ort nicht auch der die Reaction ausführende zu sein braucht, und so wäre es vielleicht nicht ganz ausgeschlossen gewesen, dass die Veränderungen der Zweigmutterzellen direct vom Licht abhingen. Wenn ich indessen einen indirecten Einfluss des Lichtes auch jetzt noch nicht für unmöglich halten möchte, so sprechen die Regelmässigkeit, mit der die Veränderungen vor sich gehen, die Gesetzmässigkeit, mit der die Dickenzunahme der Zellen und der Internodien erfolgt, gegen eine directe Abhängigkeit von diesem Factor. Dies macht es statthaft, die besprochenen Phänomene als Ganzes für sich zu betrachten, ohne eine principielle Umgestaltung durch andere Factoren befürchten zu müssen. Betonen möchte ich auch, dass es mir lediglich um relative Veränderungen und Grössenverhältnisse zu thun war, niemals um absolute Grössen.

Zum Schluss seien noch einmal die wesentlicheren Punkte herausgegriffen: Die Neigungswinkel gleichwerthiger Zweige monosiphoner Algen sind verschieden gross; die Winkel nehmen im Grossen und Ganzen nach der Basis der Pflanze an Grösse zu. Die Grössendifferenz rührt von einer steten Veränderung eines jeden Winkels her. Die Winkeländerungen befolgen bestimmte Gesetzmässigkeiten, die sich als abhängig von in dem Wesen der Pflanzen begründeten Wachsthumsvorgängen, hauptsächlich dem Dickenwachsthum, erwiesen.

In dem Vorstehenden habe ich mich nur auf monosiphone Algen beschränkt, da, wie leicht einzusehen ist, ein so verhältnissmässig einfach gebauter Organismus am leichtesten überblickt werden kann. Abgesehen davon, dass es fraglich ist, ob sich Aehnliches auch an mehrzelligen Algen verfolgen lässt, gestalten sich natürlich die Verhältnisse weit complicirter, sobald Gewebe in Betracht kommen. Wahrscheinlich aber werden bei den höheren, mehrzelligen Algen ähnliche Verhältnisse obwalten, wie ich sie bei Phanerogamen gelegentlich erwähnt habe.

Figuren-Erklärung.

Tafel IX.

Fig. 1. *Cladophora hamosa.* Schematisirtes Bild einer Verwachsung. Starke Vergrösserung.

Fig. 2. *Clad. gracilis?* Schematisirtes Bild einer Verwachsung. Starke Vergr.

Fig. 3*a* u *b*. *Clad. crispata var. virescens.* Vergl. p. 375. Mittlere Vergr., die Bewegung der Wand *x* zeigend.

Fig. 4. *Clad. hamosa.* Vergl. p. 376. Mittlere Vergr.

Fig. 5. „ „ „ p. 376. „ „

Fig. 6. „ „ „ p. 377. Schwache Vergr.

Fig. 7. *Clad. rupestris.* Vergl. p. 379. Mittlere Vergr.

Fig. 8*a* u. *b*. *Ceramium spec.* Bildung einer falschen Dichotomie. Mittlere Vergrösserung.

Fig. 9. Vergl. p. 394.

Fig. 10. Vergl. p. 397.

Fig. 11. Vergl. p. 399.

Fig. 12. *Clad. crispata var. virescens.* Altes Verzweigungsstadium. Stärkere Vergr. Vergl. p. 403.

Neue Beiträge zum Verständniss der Fruchtschuppe der Coniferen.

Von

L. J. Čelakovský.

Mit Tafel X u. XI.

I. Durchwachsene Lärchenzapfen und Delpino's Theorie der weiblichen Coniferenblüthen.

Die gegenwärtig von den meisten Botanikern angenommene und in allen Lehrbüchern vorgetragene Sachs-Eichler'sche Lehre erklärt den Coniferenzapfen für eine einfache weibliche Blüthe, die Fruchtschuppe der Araucariaceen (Pinaceen) für einen placentären Auswuchs oder Excrescenz der Deckschuppe als des eigentlichen Fruchtblattes. Die älteren Theorien, denen die Fruchtschuppe als ein Achselspross der Deckschuppe, eines wahren Deckblatts, und der Zapfen als ährenförmige Inflorescenz galt, sind in den Hintergrund zurückgedrängt worden. Sie waren selbst wieder zweifacher Art. Nach der einen, vornehmlich auf die Entwickelungsgeschichte gestützten Ansicht (von Schleiden, Baillon, Strasburger u. A.) sollte der ganze Achselspross ein blattloser Flachspross (Cladodium), oder sein flacher schuppenartiger Theil ein enormer Discus sein. Die Cladodium-Theorie ist jener Excrescenztheorie gerade entgegengesetzt: dort ist die Fruchtschuppe ein Blatttheil, also selbst auch gänzlich blattwerthig, hier ein selbstständiger Spross und durchaus axil. Die andere Spross-Theorie, als Vorblatttheorie bekannt (von Braun und Caspary begründet, von Stenzel und mir weiter ausgebildet)[1], aus dem Befunde der Abnormitäten durchwachsener Zapfen hervorgegangen, hält die Mitte zwischen den

1) Willkomm kann ich nicht zu den überzeugungsvollen Bekennern der Braun'schen Vorblatttheorie rechnen, da derselbe seine aus der vortrefflichen Stenzel'schen Abhandlung geschöpfte erste Auffassung nach dem Erscheinen der

beiden extremen Deutungen: nach ihr ist zwar die Basis der Fruchtschuppe auch axil, aber der flache Schuppentheil derselben blattwerthig, d. i. von zwei oder mehr verschmolzenen Blättern, selten von nur einem Blatte (Carpell) gebildet. Auch hier gilt der Spruch: in medio virtus et veritas.

Delpino modificirte Eichler's Theorie nur in dem Punkte, dass er die ventrale Excrescenz als aus zwei Seitenlappen des vermeintlichen Fruchtblatts (der Deckschuppe) verwachsen und diese gegen den Mittellappen des „Carpells“ um 180° verdreht sich dachte, wobei er auf die vermeintliche Analogie von *Aneimia* und der Ophioglosseen sich berief. Dieser Unterschied von der Eichler-schen Excrescenz ist nicht sehr wesentlich, denn im Grunde sind zwei in ventrale Lage verdrehte und mit einander verwachsene Seitenlappen eines Blattes auch nichts anderes als eine ventrale Excrescenz desselben. Doch hat die nähere Bestimmung, welche Delpino hinzugefügt hat, den unleugbaren Vortheil, dass sich mit ihr die Zweitheilung der Fruchtschuppe in abnormen durchwachsenen Coniferenzapfen (bei der Lärche z. B.), wie es scheint, besser als mit der unhaltbaren Eichler'schen Druckhypothese erklären lässt.

Ich habe in meiner Arbeit „Die Gymnospermen“ Delpino's Lehre bereits besprochen und — leider — ebenso wie ihr Eichler-sches Vorbild verwerfen müssen. Da jedoch Delpino selbst gegen die Braun'sche Theorie eigentlich gar keinen Einwand vorgebracht und seine eigene Lehre nur theoretisch als Consequenz seiner eigenen Fruchtblatttheorie ohne weitere Beweise abgeleitet hat, so hatte ich eigentlich wenig Anhaltspunkte zu einer eingehenden Discussion und musste mich auf eine Kritik jener Fruchtblatttheorie beschränken.

Delpino's Auffassung der Fruchtschuppe fand aber später in Penzig[1]) einen beredten Vertheidiger. Ich hatte bisher keine passende Gelegenheit, auf Penzig's Argumentationen zu reagiren, da mir zunächst um die Vertiefung und allseitige Ausbildung meiner eigenen Vorstellungen über den Blüthenbau der Coniferen zu thun

---

Eichler'schen Arbeiten in seiner „Forstlichen Flora“ (2. Aufl. 1887) alsbald wieder aufgegeben und zur Excrescenztheorie sich bekehrt hat. Stenzel hat zwar resignirt geschwiegen, was aber, wie ich aus seinem Schreiben weiss, nicht nach dem Spruch: „qui tacet, consentire videtur“ ausgelegt werden darf.

1) Pflanzen-Teratologie II, p. 485 ff, 1894.

war[1]). Ich will aber nicht länger säumen, mich mit einem Autor auseinanderzusetzen, der mit mir auf demselben Kampfboden steht und dieselben Waffen gebraucht, der nämlich ebenfalls die Bedeutung der Zapfenanamorphosen anerkennt und die Uebereinstimmung einer annehmbaren Theorie mit den Thatsachen derselben für nothwendig erachtet.

Ich muss im Voraus gestehen, dass die Apologie Penzig's einen bestrickenden Eindruck macht und wohl Manchen, der die betreffenden Abnormitäten, auf die es ankommt, nicht genau, zumal aus Autopsie kennt — und nur sehr wenige jetzt lebende Personen kennen sie —, für die von ihm vertretene Ansicht einzunehmen geeignet ist. Um so mehr Grund für mich, Penzig's Auseinandersetzungen einer genauen Analyse zu unterziehen.

In einem Punkte stimmt Delpino's und Penzig's Theorie mit der Braun-Caspary'schen überein, in dem nämlich, das die flache Lamina der Fruchtschuppe ein Blattorgan ist und (häufig wenigstens) von zwei mit einander vereinten (verschmolzenen), darum auch wieder trennungsfähigen Blatttheilen gebildet wird. Der Kern der Streitfrage ist aber der, ob diese zwei Theile besondere ganze Blätter, und zwar die zwei Vorblätter der Achselknospe (nach Braun-Caspary's Lehre) oder (nach Delpino und Penzig) Theilblättchen der Deckschuppe (in diesem Falle des Fruchtblattes) sind.

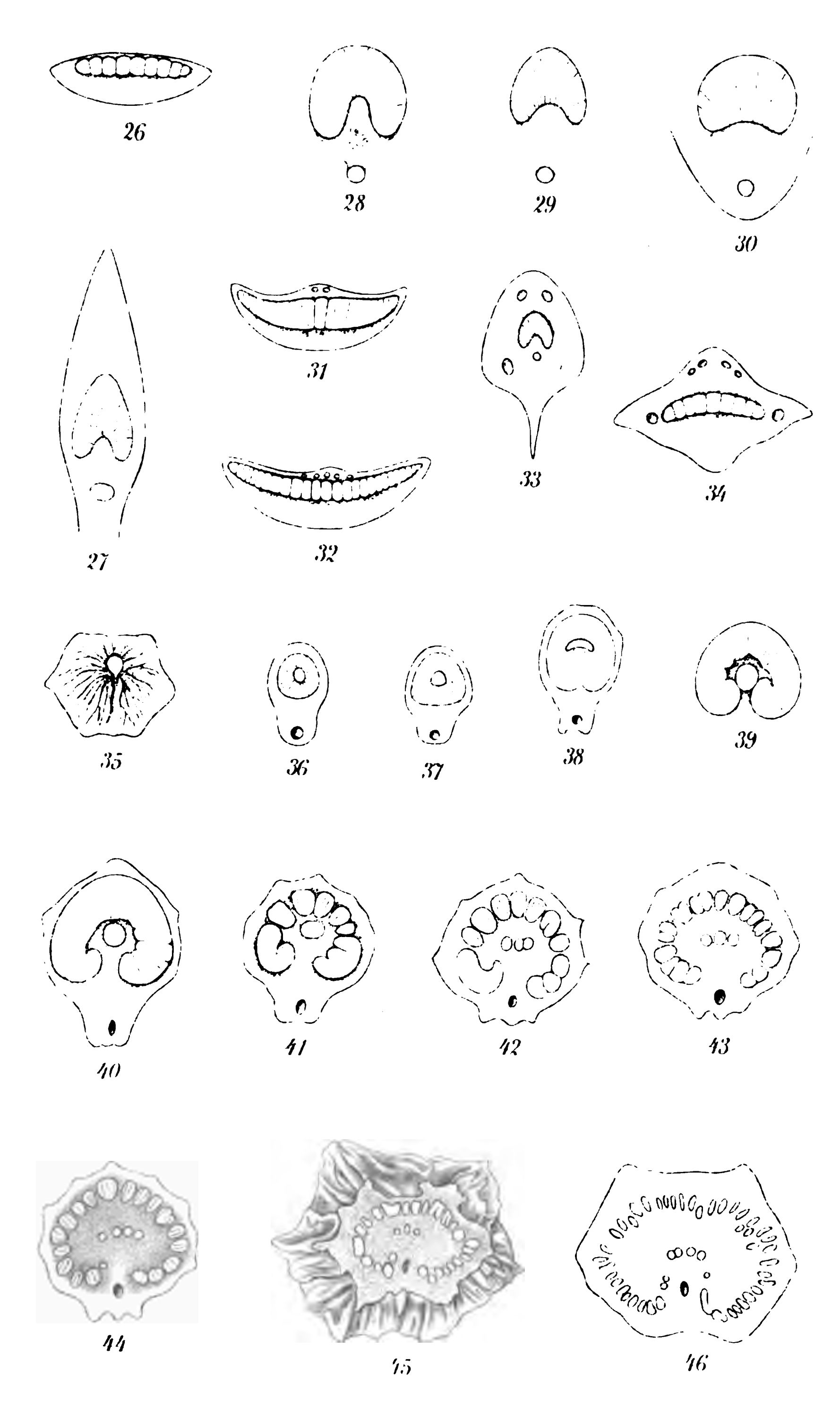
Ich werde zuerst jene Punkte besprechen, die nach Penzig mehr oder weniger der Vorblattlehre entgegenstehen, dagegen nach Delpino's Placentartheorie ganz selbstverständlich sein sollen. Es werden eigentlich nur zwei Punkte dieser Art aufgeführt, und zwar 1. der Fall, wo der Achselspross zwischen der Fruchtschuppe und der Zapfenspindel hervorkommt, was „absolut nicht mit der Braun'schen Theorie zu vereinigen" sein soll, und 2. die hermaphroditen Blüthensprosse oder Zapfen, welche in ihrem unteren Theile Staubblätter, im oberen Deckblätter mit Fruchtschuppen in der Blattachsel und häufig mit Pollensäcken auf der Rückseite tragen.

Den ersten Einwand hat schon Eichler vorgebracht und ich habe ihn in meiner Duplik auf seine „Erwiderung" bereits widerlegt, muss aber nun das Gesagte, da es, wie so Vieles, keine Be-

1) Im Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen. Engler's Botan. Jahrb. 1897.

achtung gefunden hat, wiederholen. Die rudimentäre, meist nur auf ein bis wenige Schuppenblätter (ausser den die Fruchtschuppe bildenden Vorblättern) beschränkte Knospe befindet sich immer vor der Fruchtschuppe, nämlich zwischen dieser und dem Deckblatt, wenn die beiden Vorblätter, ganz allein die Fruchtschuppe bildend, nur unter sich mit ihren hinteren Rändern verwachsen sind, was allgemein in den Abnormitäten der Lärche stattfindet; sie muss sich aber naturgemäss hinter der Fruchtschuppe befinden, wenn, wie das bei der Fichte der Fall ist, noch ein drittes vorderes Knospenblatt die Fruchtschuppe mitbildet, daher dann in den durchwachsenen Zapfen die Fruchtschuppe meist dreilappig erscheint; denn dann sind die mit der Oberseite bereits nach aussen verdrehten Vorblätter nicht untereinander, sondern mit dem ebenso verdrehten vordern Knospenblatt mittels ihrer Ränder vereinigt. Sodann kommt es auch vor, dass die „Knospe" (vom vierten Knospenblatt an) centrale Stellung zwischen den hinten sich berührenden Vorblättern und dem vorderen fruchtschuppenartigen Knospenblatt einnimmt.

In Fig. 1 A Taf. X ist die gewöhnliche laterale Stellung der zwei Vorblätter und der zwei medianen Blätter einer normalen Achselknospe angegeben; in Mittelbildungen trifft man die Vorblätter auch fruchtschuppenartig und mit je einem Ovulum auf der Unterseite besetzt an. Fig. 1 B zeigt die centrale Stellung der „Knospe", welche mit dem medianen hinteren Blatte anfängt, zwischen den bereits etwas verdrehten Vorblättern und dem vorderen Blatt, alle diese drei Blätter fruchtschuppenartig ausgebildet, bei der Fichte. In Fig. 1 C steht die „Knospe" mit den zwei medianen Blättern vor den noch mehr nach aussen gedrehten Vorblättern, bei der Lärche. In Fig. 1 D aber sind die Vorblätter zu beiden Seiten des vorderen Blattes, alle drei mit ihren Rändern zur dreitheiligen Fruchtschuppe mehr oder weniger hoch vereint, dann findet öfter die in der Figur auch angedeutete Ränder-Verdoppelung (wie sie von Strasburger genannt wurde) statt, die »Knospe", mit dem medianen hinteren Blatt beginnend, steht dann natürlich nach hinten von der Fruchtschuppe. *r* rechtes, *l* linkes Vorblatt, *v* vorderes, *h* hinteres medianes Blatt, *d* Deckschuppe oder nadelförmiges Deckblatt. Die morphologischen Oberseiten aller Knospenblätter (also auch der Fruchtschuppe) sind in den Figuren durch stärkere Linien angedeutet.


26
28
29
30
27
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46

Penzig's, wie vordem Eichler's Einwurf beruht also auf einem Missverständniss, als ob nach der Vorblatttheorie die zwei den Vorblättern entsprechenden Lappen der Fruchtschuppe in der Abnormität immer mit ihren hinteren Rändern verwachsen sein müssten, was doch nur dann der Fall ist, wenn nur zwei Blätter (eben nur die Vorblätter) die Fruchtschuppe zusammensetzen, ein Fall, der aber in den abnormen Metamorphosen der Fichtenzapfen gar nicht vorliegt. Davon, dass gerade die dreilappige Fruchtschuppe nach Delpino's Theorie gar nicht erklärbar ist, soll noch später die Rede sein.

Nicht mehr Gewicht besitzt das zweite Gegenargument. „Was würden", meint Penzig, „nach der Braun-Čelakovsky'schen Theorie jene hermaphroditen Zapfen für wunderbare morphologische Gebilde sein: es wären männliche Blüthen, bei denen in der Achsel der Stamina je eine weibliche Blüthe entspränge!" Auch dieser Einwurf ist schon von Eichler gemacht worden. Nun zuvörderst sind gar viele abnormale Blüthen und deren Theile, wie Penzig wohl bekannt ist, wunderbare morphologische Gebilde, und auf ein Mehr oder Weniger des Wundersamen kommt es dabei nicht an. Uebrigens verwundert man sich immer über das, was Einem fremdartig vorkommt; wie man es besser verstehen lernt und mehr gewohnt wird, hört das Wunderbare auf.

So auch hier. Es ist zu beachten, dass nach der Vorblatttheorie die weiblichen Blüthen bei allen Araucariaceen (Pinaceen) um einen Sprossgrad höher stehen als die männlichen, wovon es auch bei den Angiospermen viele Beispiele giebt[1]). Ich nenne nur die *Carices*: in deren mannweibigen Aehrchen stehen bei manchen Arten (z. B. *C. brizoides*) die männlichen Blüthen direct in den Achseln der unteren Deckblätter, in den Achseln der oberen steht je ein einblättriger Spross, der die weibliche Blüthe als Spross nächst höheren Grades in der Achsel seines einzigen Hochblatts (Utriculus) trägt. Es ist also begreiflich, dass in den androgynen Coniferenzapfen die Staubblätter direct an der Zapfenachse, die weiblichen Blüthen (Fruchtschuppen) in den Achseln der als Deckschuppen entwickelten Zapfenblätter entspringen. Uebrigens sind solche androgyne Zapfen nach H. v. Mohl aus weiblichen Zapfen ent-

---

1) Siehe meine Abhandlungen in Sitzungsber. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss.: Ueber die Blüthenstände der Cariceen, Taf. IV, 1889. — Ueber die phylogenetische Entwickelung der Amentaceen. Böhmisch mit deutschem Resumé. Taf. IX, 1889.

standen; deren Spindel ist im oberen Theile auch noch mit vollkommenen Deck- und Fruchtschuppen besetzt, in der unteren Hälfte werden nur die Deckblätter mehr oder minder vollkommen in Staubblätter umgewandelt, und je vollkommener dies geschieht, desto kleiner und weniger entwickelt wird die axilläre Fruchtschuppe, an welcher die Ovula durchgehends fehlen. Ganz natürlich, denn in androgynen,, aus weiblichen entstandenen Zapfen können nicht die unteren weiblichen Blüthen, die Fruchtschuppen, zu männlichen Blüthen werden, sondern die um einen Sprossrang niedriger stehenden Deckblätter müssen in Staubgefässe übergehen und die Fruchtschuppen als axilläre weibliche Blüthen in demselben Grade reducirt werden. So betrachtet, sieht die Sache doch etwas anders aus, als Penzig sie darstellt. Ich kann nichts besonders Wunderbares dabei finden, und es liegt in den androgynen Zapfen jedenfalls kein ernster Einwand gegen die Braun'sche Theorie.

Ich will nunmehr untersuchen, ob wirklich, wie Penzig sagt, die Erscheinungen an durchwachsenen Coniferenzapfen sich doch ganz gut mit Delpino's Theorie vereinbaren lassen. Ich dagegen muss wiederholen, was ich schon in meinen „Gymnospermen" sagte, dass jene Erscheinungen etwas ganz anderes lehren.

Penzig will die betreffenden, als bekannt vorauszusetzenden teratologischen Thatsachen in nachstehender Weise mit Delpino's Theorie in Uebereinstimmung bringen. Ein Achselspross, sagt er, wird in den meisten Fällen die normal verwachsenen Placentarlappen auseinander zwängen (also wieder Drucktheorie!) und zwischen denselben auftreten. Die getrennten zwei Lappen wenden sich nun so, dass ihre Position ziemlich transversal wird. Wenn nun demgemäss die Knospe zwischen Fruchtschuppe und Deckschuppe entspringt, so kehren beide Placentarlappen natürlich ihre morphologische Oberseite der Knospenaxe zu; bisweilen aber kommt der Achselspross zwischen Fruchtschuppe und Zapfenspindel hervor, die Placentarlappen kehren dann dem Achselspross ihre Unterseite zu, und das sei nach Delpino's Theorie ganz selbstverständlich. Endlich sei es auch leicht zu verstehen, wenn die beiden transversal gestellten Carpellarblattlappen durch Streckung des Achselsprosses von diesem in die Höhe gehoben werden, wo dann ihr Aussehen freilich sehr zur Ansicht „verführt", als ob es die Vorblätter des Achselsprosses wären. Delpino's Lehre erkläre es aber auch, warum bisweilen die Frucht-

schuppe sich in zwei Theile spaltet, ohne dass ein axillärer Spross da ist, der sie auseinanderzwängt.

Dies ist der wesentliche Inhalt der Penzig'schen Apologie. In dieser ist zunächst das auffällig, dass es der Autor natürlich und erklärlich findet, dass die Knospe zwischen dem Deckblatt und seinen ventral gestellten Seitenlappen auftritt, diese auseinanderzwängt, dreht und sogar auf ihrer eigenen Achse emporhebt, so dass dieselben wie zwei Vorblätter der Knospe erscheinen. Ich finde das alles beispiellos und mir unverständlich. Wenn die zwei Theile, in welche die Fruchtschuppe sich spaltet, ventral gestellte Seitenlappen des Deckblatts (resp. Carpells) wären, mit diesem factisch mehr oder weniger hoch vereinigt, so könnte die Knospe unmöglich zwischen ihnen und dem Deckblatt entstehen, sondern müsste stets nach innen von der Fruchtschuppe entspringen. Denn die zwei Placentarlappen würden etwa die Stellung einer intrapetiolaren Doppelstipula (von *Melianthus*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Ficus elastica* etc.) haben; das sind ja auch basale, axillär gestellte, vereinte Blattlappen. Eben weil diese Doppelstipula zum Blatt gehört, so kann eine Achselknospe nicht zwischen dem Blatt und der Doppelstipula auftreten, sondern die Achselknospe erscheint stets nur zwischen dieser und der Achse. Wie könnte es ferner geschehen, den Ursprung der Knospe zwischen dem Deckblatt und den Placentarlappen selbst als möglich zugegeben, dass die Seitenlappen des Blattes auf der Basis des Achselsprosses gleich wie zwei Vorblätter sich inseriren könnten? Es giebt kein anderweitiges Beispiel, dass zwei Nebenblätter oder sonstige Blattlappen auf einen Achselspross rücken und auf ihm emporgehoben werden könnten.

Doch ich will nicht abstract argumentiren, sondern der Sache in concreto in die Augen schauen. Da ist zunächst hervorzuheben, dass, sobald die Fruchtschuppe auf dem durchwachsenden Zapfentriebe zurückgebildet, d. h. zerspalten und die Knospe mit weiteren Blättchen entwickelt wird, das Deckblatt nicht mehr schuppenartig, sondern als gewöhnliche Nadel sich ausbildet[1]). Ja, bei der Lärche sind selbst in normalen Zapfen die Deckblätter der unteren Fruchtschuppen nadelförmig, erst die höheren schuppenförmig. Und

---

1) Siehe meine „Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen" nebst Tafel mit Abnormitäten der Fichte, und die Fig. 3—8 auf Taf. X dieser Abhandlung von Zapfendurchwachsungen der Lärche.

hier liegt gleich ein Stein des Anstosses für jede Placentartheorie, worauf ich schon in meinen „Gymnospermen", leider wieder vergeblich, aufmerksam gemacht habe. Denn überall im ganzen Pflanzenreich, bei Pteridophyten wie bei Phanerogamen, haben die Carpelle jeder Pflanzenart eine ganz bestimmte Metamorphose. Nur hier wäre, wenn die Placentartheorien der Wahrheit entsprächen, das Fruchtblatt nicht bloss von einem vegetativen Blatte nicht verschieden (wie bei einem Farne, *Isoëtes* oder einem *Lycopodium selago*), sondern im selben Zapfen normal bald als gewöhnliches Laubblatt (Nadel), bald als Schuppenblatt (Hochblatt) entwickelt. Ist das im Geringsten wahrscheinlich, muss dies nicht schon die Skepsis wachrufen? Das Deckblatt des Blüthensprosses dagegen kann allerdings in demselben Blüthenstande, in dessen unterem Theile als Laubblatt, im oberen als Hochblatt ausgebildet sein. Dass dann auf dem vegetativ auswachsenden langgliedrigen Zapfentriebe die Deckblätter bei der Fichte und Lärche sämmtlich als Laubblätter auftreten, ist auch vollkommen erklärlich.

Ich selbst habe wiederholt durchwachsene Lärchenzapfen untersucht und erst ganz kürzlich welche von meinem Assistenten Dr. Němec erhalten. Von diesen will ich hier ein paar zweitheilige Fruchtschuppen und Uebergänge aus solchen in die Knospe abbilden. Ich muss vorausschicken, dass bei der Lärche wie bei der Fichte über jeder Nadel auf dem Zweige eine kurze, aber sehr deutliche, zugespitzte, aufsteigende Blattspur (Blattkissen) ausgebildet wird. Dieselbe ist nur kurz und schmal, spitz dreieckig, wenn die Nadel knospenlos ist (Fig. 2 und 8s, Taf. X), verbreitert sich aber und verlängert sich beträchtlich, wenn sie eine Knospe erzeugt, denn die Achselknospe (Fig. 2) entspringt immer auf der aufsteigenden Blattspur. Die Knospe hat zwei transversale, rechts und links, mehr nach vorn gestellte Vorblätter (*rl*), dann zwei vorn und hinten stehende weitere Schuppenblätter (*vh*), auf welche eine grössere Anzahl von Schuppenblättern und zuletzt im Inneren zahlreiche Nadeln folgen.

Die durchwachsenen Zapfen sind nun in verschiedenem Grade umgebildet; manche sind noch normalen Zapfen ähnlich, wenig verlängert, die Zapfenschuppen dabei noch ziemlich dicht, meist ganz, nur die obersten an der Grenze gegen den ausgewachsenen Endtrieb mehr oder weniger tief zweispaltig, kleiner als gewöhnlich, die Deckblätter derselben aber durchwegs keine Schuppenblätter, sondern normale, die Fruchtschuppen weit überragende, z. Th. von

ihrer Stielbasis abgefallene Nadeln. Ausgesprochenere Uebergänge der Zapfen in vegetative Langtriebe zeigen die Zapfenachse sehr verlängert, darum auch die absteigenden Blattspuren der nadelförmigen Deckblätter wie auf den vegetativen Zweigen langgestreckt, die Fruchtschuppen fast durchweg zweitheilig oder nur die untersten noch ganz, alle sehr klein, daher der durchwachsene Zapfen einem normalen Zapfen wenig ähnlich sieht.

Die Fig. 3—8 zeigen derartige zweitheilige Fruchtschuppen, in vergrössertem Maassstab gezeichnet, Fig. 5b des Vergleiches wegen in natürlicher Grösse. Fig. 3 stellt eine der vielen zweilappigen Fruchtschuppen mit der Blattstielbasis ihres Deckblatts und dessen auf dem durchwachsenen Zweige herabsteigende Blattspur dar. In der Mitte der Fruchtschuppe verläuft etwas unterhalb des spitzen Ausschnitts eine ziemlich breite Furche, in welcher die Fruchtschuppe der Achse, d. h. der aufsteigenden Blattspur des Deckblatts angewachsen ist. Schneidet man die Fruchtschuppe auf der Rückseite ab, so sieht man, dass sie der wie gewöhnlich zugespitzten oberen Blattspur aufsitzt (Fig. 4, wo x die Fläche, von der die Fruchtschuppe, deren Contouren der Orientirung wegen mitgezeichnet sind, abgeschnitten worden). Man sieht, die zwei Theile der Fruchtschuppe entspringen aus der oberen Blattspur des Deckblatts ebenso wie die Achselknospe, resp. wie die zwei Vorblätter derselben, nur sind sie vergrössert und stossen hinten zusammen, wo sie am Grunde auch vereinigt sind, weil sie eben ganz allein die ganze Knospe ausmachen. Die Insertion dieser zweiblättrigen Knospe reicht auf der oberen Blattspur naturgemäss nicht so weit hinauf, wie die der reichblättrigen Knospe (Fig. 2 Taf. X), daher ist über ihr in Fig. 4 noch ein längeres spitziges Ende der Blattspur sichtbar. Im normalen Zapfen ist die obere Blattspur des Deckblatts nur minimal, daher die Fruchtschuppe gerade in der Achsel des Deckblatts entspringt. Ohne Zweifel war auch die abnormale, später zweilappig werdende Anlage der Fruchtschuppe so situirt; indem aber dann die obere Blattspur mit dem ganzen Zweige sich gestreckt hat, verschob sich an ihr oder verwuchs congenital mit ihr die Anlage der Fruchtschuppe, etwa so wie der emporgehobene Achselspross von *Symphytum*, von dem in den letzten Heften der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft wiederholt die Rede war. Fig. 5 zeigt die abgeschnittene Fruchtschuppe von der Innenseite, mit der Schnittfläche x und den zwei Samenanlagen, von denen die rechtsseitige durchschnitten worden.

In Fig. 6 hat sich nun vorn dicht hinter dem Deckblatt ein weiteres Knospenblättchen (*v*) hinzugebildet. Nach Abhebung desselben zeigte es sich, dass es hoch hinauf der Fruchtschuppe angeheftet war, und wurde über dem Anheftungsstreifen noch ein ganz kleines hinteres Blättchen *h* sichtbar (Fig. 7, Taf. X), darüber das spitze Ende der aufsteigenden Blattspur. Auch die Entwickelung dieser Fruchtschuppenknospe ist leicht vorzustellen: als die Lappen der Fruchtschuppe (die Vorblätter) noch dicht über dem Deckblatt angelegt waren, haben sich die zwei medianen Blätter hinzugebildet; mit dem Vereintwachsthum der Fruchtschuppe und der aufsteigenden Blattspur wuchs auch die Basis des vorderen Knospenblattes congenital mit und das hintere wurde emporgehoben. In der Fig. 8 hat die Knospe zu den Fruchtschuppenvorblättern noch vier weitere, rosettenförmig ausgebreitete Blätter entwickelt, davon sind die zwei lateralen am grössten, auch von etwas fruchtschuppenartiger Textur, das hintere klein zapfenförmig, das vordere herabgeschlagen, am Grunde mit den beiden lateralen zusammenhängend. Es sind das die vier in der normalen Knospe Fig. 2 oder Fig. 1 A auf die beiden Vorblätter folgenden Knospenblätter. Die beiden Lappen der Fruchtschuppe stehen auf derselben, längs der Blattspur in die Länge gezogenen Knospenachse, wie die anderen Knospenblätter, hängen dagegen, wie auch in den früheren Fällen (Fig. 3—7 Taf. X), mit dem stützenden Nadelblatt gar nicht zusammen. Wenn Penzig sagt, dass die Placentarlappen des Deckblattes nur scheinbar das Aussehen und die Lage der Vorblätter annehmen und dazu „verführen“, sie für die Vorblätter zu halten, so ist das eine durch nichts erwiesene, nur durch die Placentartheorie eingegebene Behauptung. Die Thatsachen sollen aber nicht nach einer voraus aufgestellten Theorie ausgelegt, sondern die Theorie soll von den richtig erfassten Thatsachen abstrahirt werden.

Dass die Fruchtschuppenvorblätter hinten sich berühren und sogar verwachsen erscheinen, das hängt, wie gesagt, nur von der, was Blätterzahl anbelangt, geringen Entwickelung der Knospe ab. Bei *Ginkgo biloba*, wo die Achselknospen auch schwächlich, armblättrig sind, convergiren die Vorblätter der Knospe nicht nur nach rückwärts, sondern sind am Grunde sogar mit ihren hinteren Rändern verwachsen, gerade so, wie die zwei Lappen der Fruchtschuppe von *Larix*. Erst wenn bei der Lärche und Fichte die Knospe mächtiger wird und auf der Blattspur weiter hinaufreicht,

erstrecken sich die Fruchtschuppenvorblätter nicht so weit nach rückwärts, convergiren darum nach vorne, werden kleiner und überhaupt gewöhnlichen Vorblättern ähnlicher, obwohl sie in den Uebergangsknospen immer noch durch ihre mehr hornartige Beschaffenheit, immer noch bedeutendere Grösse und durch ihr Abstehen (wie in Fig. 2 links von der Knospe) als die Lappen der Fruchtschuppe sich ausweisen. An ihrem Grunde sind sie bei der Fichte meist ebenso buckelartig vorgezogen, wie die gewöhnlichen Knospenvorblätter. Kurz, es kann für Niemanden, der die Abnormitäten für sich selbst sprechen lässt und sich den Blick nicht schon im Voraus durch eine Theorie getrübt hat, irgendwie zweifelhaft bleiben, dass die beiden Hälften der Fruchtschuppe selbstständige Knospenvorblätter, nicht aber Seitenlappen eines so einfachen Nadelblattes, wie in den Fig. 3—8 u. a., sind. Wie sollte auch ein Nadelblatt zu solchen Seitenlappen gelangen? Damit entfällt auch die gezwungene „mechanische Nothwendigkeit“, dass die ersten Blätter der „Knospe“ median auftreten, weil die Placentarlappen eine transversale Stellung der ersten Knospenblätter nicht zulassen; auch eine schon von Eichler gebrauchte Ausflucht.

Penzig sagt ferner, es erkläre sich mit Hilfe der Delpino'schen Theorie, warum die Fruchtschuppe bisweilen in zwei Lappen sich spaltet, ohne dass ein axillärer Spross sie auseinanderdrängt. Ich denke aber, dass sich mit ihr gar nichts erklärt. Dass sich die Fruchtschuppe spaltet, weil die Knospe ihre Hälften auseinandersprengt, ist eine falsche Erklärung, aber dass sie ohne allen Grund sich spaltet, das ist doch gar keine Erklärung. Ein Grund oder eine innere Ursache der Trennung besteht nur, wenn die Fruchtschuppe von zwei vereinten Vorblättern eines Achselsprosses gebildet wird, welche sich bei der vegetativen Durchwachsung des Zapfens darum mehr oder weniger vollkommen von einander trennen, weil die Fruchtschuppe allmählich zum Bau der normalen Knospe zurückkehrt, in der ja die Vorblätter frei sind. Nach der phylogenetischen Reduction der ursprünglichen Blüthenknospe auf zwei Blätter sind die zwei Blätter verwachsen, also müssen sie sich wieder trennen, wenn die Knospe wieder reichblättrig und dabei vegetativ wird. Da kann die Trennung oder Spaltung auch früher stattfinden, ehe noch weitere Knospenblätter hinzugebildet werden. Die in allen möglichen Uebergängen stattfindende Rückkehr der Fruchtschuppe in die Bildung der normalen Achselknospe auf dem vegetativ werdenden Zapfensprosse ist die alleinige Ursache aller

der thatsächlichen Erscheinungen, die da beobachtet werden. Warum sich zwei Placentarlappen bei dieser Vegetativwerdung von einander trennen sollten, da doch das vegetative Blatt, nämlich das Nadelblatt, welches dann regelmässig gebildet wird, gar keine Seitenlappen besitzt, dazu liegt absolut kein Grund vor; sie müssten vielmehr einfach schwinden. Penzig sagt: „Wenn sich die (vermeintlichen) Seitenlappen aus der transversalen Stellung (d. h. der Vorblattstellung, in welche sie die Knospe gezwängt haben soll) dem zugehörigen Mittellappen (Deckblatt) noch mehr näherten und die Drehung weiter ausführten, so würden sie ebenso wie die Deckschuppe orientirt sein, sich rechts und links von derselben stellen und schliesslich sich mit ihr wieder vereinigen.“ Was nützt aber das „Wenn“, da doch so etwas niemals geschieht. Wenn solche bisher rein imaginäre Vorgänge nachgewiesen sein werden, kann Delpino's und Penzig's Theorie Beachtung verlangen, sie werden aber niemals nachgewiesen werden. Die Vorgänge hingegen, auf welche sich die Braun'sche Vorblatttheorie beruft, dass nämlich die Fruchtblatthälften in einer Serie von Uebergängen zuletzt genau die Stellung der Knospenvorblätter des Achselsprosses einnehmen, die sind thatsächlich nachgewiesen.

Dass die zur Normalform zurückkehrende Knospe nach den Fruchtschuppenhälften erst zwei oder wenige, dann immer mehr Blätter bildet, das ist nach der Vorblatttheorie sehr begreiflich, aber unbegreiflich wäre es, warum die Knospe, wenn sie mit der Fruchtschuppe nichts zu thun hat, nicht gleich als normale vielblättrige Knospe wie anderwärts auftritt; sie würde dann die vermeintlichen Fruchtblattlappen noch besser auseinander treiben.

Die abnormalen Zapfenbildungen von *Larix* können insofern zur Placentartheorie „verführen“, als dort die Fruchtschuppe wirklich nur aus den zwei Vorblättern besteht und stets nur in zwei Lappen sich spaltet. Wie aber will diese Theorie mit den bei der Fichte von Stenzel, Willkomm und mir, auch von Eichler gesehenen und abgebildeten Fruchtschuppen fertig werden, welche sich nicht in zwei, sondern in drei Lappen spalten, die von den zwei Vorblättern und, wie die Reihe der Metamorphosen beweist, von dem mit ihnen verwachsenen vorderen Blatt (*v* in Fig. 1 D, Taf. X) gebildet werden? Nur in diesem Falle steht, wie begreiflich, die übrige Knospe, soweit sie überhaupt zur Entwickelung gelangt, hinter der Fruchtschuppe, aus welcher Stellung Eichler und auch Penzig fälschlich schlossen, dass die beiden Lappen der Frucht-

schuppe „thatsächlich mit dem Spross in der Carpidenachsel (d. h. Deckblattachsel) nichts gemein haben". Penzig erwähnt die dreilappigen Fruchtschuppen gar nicht, obwohl solche nicht nur von uns drei oben Genannten, sondern auch von Eichler gesehen und abgebildet worden sind. Es wäre auch schwer, sie mit Delpino's Theorie zusammenzureimen. Da leistete die Druckhypothese Eichler's bessere Dienste, denn zerdrücken liess sich die Fruchtschuppe ebensogut in drei wie in zwei Theile.

Vielleicht aber würde Penzig, wie er sich ähnlich über die von Velenovsky beobachteten, auf die Fruchtschuppenlappen folgenden und doch Samenanlagen tragenden Knospenblätter einer Blüthe von *Larix* hinweggeholfen hat, sagen, dass da ein eigentlich nicht zur Fruchtschuppe gehörendes vorderes Knospenblatt die Structur der Placentarlappen angenommen hat und dann in der Abnormität mit diesen verwachsen ist. Aber einmal erklärt sich damit nicht, warum das so allgemein stattfindet, dann aber ist die Sache doch nicht so einfach. Der Mittellappen wendet nämlich ebenso wie die Seitenlappen seine morphologische Oberseite gegen das Deckblatt, er gehört also zur Constitution der Fruchtschuppe, weshalb Eichler hier ganz richtig eine Spaltung der Fruchtschuppe in drei Theile gelten liess. Wenn nun nach Stenzel und mir der Mittellappen das vordere Knospenblatt bedeutet, so ist dieses Blatt anders als in der Normalknospe, nämlich verkehrt orientirt, und diese Verkehrung blieb in Stenzel's Darstellung (und das war der einzige Mangel derselben) unbeachtet und unerklärt. Diese Achillesferse derselben wusste nun Eichler geschickt anzugreifen, und sie diente ihm, wie er meinte, zur Widerlegung der Braun'schen Vorblatttheorie. Wie sich diese Verkehrung erklärt, habe ich in meinen Schriften über die Coniferen gezeigt und werde im Abschnitt II noch darauf zurückkommen. Hier handelt es sich mir nur darum, darzuthun, dass die Spaltung der Fruchtschuppe in einen Mittellappen und zwei Seitenlappen mit Delpino's Theorie, die nur eine Spaltung in zwei Theile zulässt, ganz unverträglich ist.

Noch weniger ist die Placentartheorie auf *Ginkgo* anwendbar. Delpino (nach ihm auch Penzig) erklärte auch die zweisamige axilläre Blüthe von *Ginkgo* für eine zweilappige Placenta, allerdings consequent, denn jene Blüthe und die Fruchtschuppe der Araucariaceen sind morphologisch gleichwerthig. Dass jedoch das zwei-

samige Achselproduct von *Ginkgo* eine gestielte Blüthe darstellt, unterliegt keinem Zweifel und wird auch sonst allgemein, und wurde selbst von Eichler anerkannt, der lieber eine Inconsequenz beging, als einer so offenkundigen Wahrheit seine Theorie aufzwingen wollte. Es ist ja mehrfach beobachtet (und ich selbst besitze solche Exemplare in meiner Sammlung), dass der Blüthenstiel von *Ginkgo* ausser dem gewöhnlichen transversalen Paare von Samenknospen (reducirte Carpelle) noch ein zweites medianes Paar trägt (analog der aus der Fruchtschuppe von *Larix*, Fig. 7 Taf. X, sich bildenden Knospe mit zwei lateralen und zwei medianen Schuppenblättern); Fujii beobachtete sogar am Blüthenstiel von *Ginkgo* zahlreiche zerstreute Ovula und am Ende desselben sogar eine beschuppte Terminalknospe! Auch sah er Ovula an den Rändern der Laubblätter des Brachyblasten auftreten (Pleurospermie und keine Antispermie). Ueberhaupt sind die axillären weiblichen Blüthen durchaus homolog den axillären männlichen (hier im gleichen Sprossrange); die weiblichen Blüthen tragen an Stelle der Staubblätter die Samenanlagen (Ovularcarpelle), gewöhnlich zwar auf die Zweizahl reducirt. An den Blüthen von *Ginkgo* scheitert also Delpino's Theorie vollständig.

Es war keine glückliche Idee Delpino's, dass er die axillären weiblichen Blüthen der Coniferen mit den ventralen fertilen Blattabschnitten bei *Aneimia* und bei den Ophioglosseen verglich und diesen analog hinstellte, die Antisporie (wie er die ventrale Stellung der Sporangiophoren nennt) bei den Coniferen in Antispermie übersetzend. Denn nichts den ventralen Sporangiophoren jener Farne (welche, ebenso wie das Sporangium der Lycopodiaceen, eine phylogenetisch primäre ventrale Stellung haben, und nicht etwa aus seitlicher Stellung in die ventrale verschoben sind) analoges kommt bei den Coniferen vor. Delpino's Lehre entspricht dem wahren Sachverhalt ebensowenig wie die Eichler'sche, von der sie nur nebensächlich abweicht. Die thatsächliche Rückbildung der Fruchtschuppe in eine gewöhnliche Knospe in den Zapfendurchwachsungen liefert jeder klaren und unvoreingenommenen Auffassung dafür den unzweideutigsten Beweis. Aber selbst die Anatomie der Fruchtschuppe, auf die sich Eichler noch besonders berief, widerlegt beide Placentartheorien, was ich im folgenden II. Abschnitt dieser Mittheilung nachweisen werde.

II. Die Anordnung der Gefässbündel in der Fruchtschuppe der Abietineen.

Die anatomische Structur, insbesondere die Anordnung der Gefässbündel in der Fruchtschuppe der Coniferen ist von Jenen, welche sich über die morphologische Bedeutung der Fruchtschuppe eine bestimmte Ansicht gebildet haben, untersucht und zur Stütze dieser Ansicht verwerthet worden. Zuerst und am entschiedensten that dies Van Tieghem[1]), welcher überhaupt die anatomische Methode in der Morphologie ausschliesslich bevorzugt. Van Tieghem wies darauf hin, dass sich in der Fruchtschuppe und deren Deckblatt die aus der Zapfenspindel austretenden Gefässbündel ebenso verhalten wie die in den gewöhnlichen Achselspross und sein Tragblatt eintretenden Bündel. Das Deckblatt erhält immer ein Gefässbündel, und die Fruchtschuppe wie jeder Achselspross zwei Bündel, die etwas höher von der Mutterachse abgehen. Im vegetativen Achselspross verzweigen sich die zwei Bündel weiter und ordnen sich zugleich im Kreise an. In der Fruchtschuppe der Abietineen (*Pinus, Abies, Picea, Larix, Cedrus*) verhalten sie sich anders, und zwar, sagt Van Tieghem, nähern sich einander die zwei oberen Bündel, welche vom Deckblattbündel stets völlig durch Parenchym gesondert aus der Achse kommen, sowie sie in die Fruchtschuppe eintreten, indem sie sich collateral stellen und die Tracheen nach aussen und unten kehren. Sodann theilen sie sie sich und es entsteht ein nach aussen und unten concaver Bogen von Gefässbündeln, der dem Deckblattbündel mit der Concavität entgegengestellt ist. Diese Anordnung der Bündel in einem Bogen, ihre Orientirung zu einer Fläche beweist nach des Autors Princip, dass die Fruchtschuppe ein Blatt ist, und die Lage ihrer Tracheen gegen das Deckblatt beweist, dass dieses dem Deckblatt opponirt (adossirt) ist, endlich der Ursprung dieses Bogens aus den zwei Achselsprossbündeln bezeugt, dass dieses Blatt einem Achselspross gehört, dessen Achse sonst abortirt ist, und dessen erster und einziger Anhang (appendice) dieses Blatt ist. In einer Anmerkung auf p. 274 lässt es aber Van Tieghem dahingestellt, ob dies Carpid, da es zwei Bündel erhält, nicht aus zwei verwachsenen Carpiden besteht.

1) Anatomie comparée de la fleur femelle des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. Ann. sc. nat., 4 Sér., T. X, 1869.

Man sieht, Van Tieghem kam mit der anatomischen Methode und mit der darauf basirten Ansicht der Braun'schen Auffassung ziemlich nahe; er konnte aber mit dieser Methode den aus der Entwickelungsgeschichte sich ergebenden Einwurf nicht beseitigen, dass von einer Achse, zu der dieses Blatt (der auch von ihm bekannten Appendiculartheorie gemäss) seitlich entstehen würde, nichts zu sehen ist. Die Meinung, dass die Fruchtschuppe ein Blatt, also ein offenes Carpell sei, stimmt mit R. Brown's schon 1825 aufgestellten Lehre überein. Da jedoch ein Blatt nicht in der Achsel eines anderen Blattes direct entspringen kann, auch keine Spur einer Achse, zu der es seitlich entstände, nachweisbar ist, so muss Van Tieghem's Auffassung, die wenigstens bei *Araucaria* zu Recht besteht, dahin vervollständigt werden, dass jenes Carpell zu einem blossen einzigen Stengelglied terminal wäre.

Auch Strasburger befasste sich mit den Gefässbündeln der Fruchtschuppe; er macht (in „Coniferen und Gnetaceen" p. 54) eine genauere Angabe über die Fruchtschuppenbündel von *Pinus pumilio*. „Auf tangentialen Schnitten durch die Rhachis des Zapfens sieht man aus derselben ein Blattbündel für das Deckblatt und über diesem zwei Achselknospenbündel für die Fruchtschuppe ausbiegen. Noch innerhalb der Rhachis giebt eines derselben einen Zweig ab, der eine obere mediane Stellung einnimmt, so dass man auf tangentialen Schnitten, dicht unter der Oberfläche der Rhachis, Gruppen von je vier concentrischen Bündeln antrifft. Das untere tritt jetzt in das Deckblatt, die drei oberen, dem unteren die Tracheen zukehrend, in die Fruchtschuppe." Derselbe Forscher fand bei allen von ihm untersuchten Abietineen im Wesentlichen dieselben Verhältnisse; doch bemerkt er in „Angiospermen und Gymnospermen", bei *Picea* erhalte die Fruchtschuppe aus der Achse nur die zwei primären Achselknospenbündel, da die Spaltung des einen derselben innerhalb der Zapfenachse unterbleibt.

Strasburger macht von der Anatomie einen weit mässigeren Gebrauch zur morphologischen Deutung, doch ist auch er gezwungen, aus derselben auf die Sprossnatur der Fruchtschuppe zu schliessen. „Auch bei den Cupressineen, deren Frucht- und Deckschuppe in eine Schuppe verschmolzen sind — sagt er — lehrt ein Vergleich mit den vegetativen Sprossen, dass sich die zwei oberen Bündel durchaus wie gewöhnliche Achselknospenbündel verhalten; daraus folgt wohl schon, dass die Schuppe derselben kein einfaches Blatt sein könne, sondern aus Blatt und Achselproduct (Achselspross)

besteht" (Conif. u. Gnet. p. 27). Ob aber der obere flache Schuppentheil von Blatt- oder Achsennatur ist, das will er nicht anatomisch, sondern entwickelungsgeschichtlich entschieden wissen. Die Verkehrung der Gefässbündel im flachen Theil der Fruchtschuppe nach aussen erklärt er folgendermaassen (l. c. p. 30): „Da an der Fruchtschuppe keine seitlichen Glieder angelegt werden, und die Achselbündel sich nachträglich erst, nach erfolgter Anlage in derselben differenziren, so lag auch kein Grund vor, weshalb sie ihren ursprünglichen Lauf in der Fruchtschuppe hätten ändern sollen; sie behalten die Richtung bei, die sie in der Rhachis haben, oder nehmen doch eine solche ein, die unmittelbar aus derselben folgt, und müssen also ihre Tracheen dem Deckblatte zukehren. Aus dieser Erwägung folgt, wie wenig berechtigt es ist, auf den Bündelverlauf allein seine Deutungen zu stützen, und, wie es Van Tieghem gethan, die Vertheilung der Bündel in einer Fläche als ein entscheidendes Kriterium für die Blattnatur eines Gebildes anzusehen."

Eichler fasste den anatomischen Bau der Fruchtschuppe, speciell deren Gefässbündelsystem, wieder in anderer Weise auf. „In die Fruchtschuppe treten, sagt er[1]), ein oder zwei Bündel ein, die sich je nach der Gestalt des Basaltheils der Schuppe bald von dem Deckblattbündel ablösen, bald direct von der Zapfenachse ausgehen und sich sodann, proportional der Breite der Schuppe, in eine grössere oder kleinere Anzahl von Zweigen theilen. Falls die Theilung der Schuppe tief herabgeht und die gemeinsame Basis dick und breit ist, wie wir dies z. B. bei den *Pinus*-Arten sehen, kommen die Bündel beider Schuppen gleich getrennt aus der Achse, das Blatt ist dann dreispurig; ist die Theilung minder tief und die gemeinsame Basis nagelartig verschmälert, so kommt aus der Achse mitunter nur ein Bündel, das sich erst innerhalb der Schuppenbasis theilt (manche *Abies*-Arten)."

„Nach diesem (entwickelungsgeschichtlichen und) anatomischen Verhalten — fährt Eichler fort — scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, dass die Fruchtschuppe ein, allerdings enorm entwickelter, Innenauswuchs der Deckschuppe ist, beide zusammen also ein einziges Blatt darstellen." Die Verkehrung der Gefässbündel mit dem Xylem gegen das Xylem des Deckblattbündels erklärte Eichler nach dem für flächenständige Excrescenzen giltigen

1) Die weiblichen Blüthen der Coniferen, p. 14 (1031), 1881.

Gesetze „der Spreitenverkehrung". Strasburger's Erklärung dieser Lage der Gefässbündel liess er nicht gelten; denn, sagte er, mit einem Flachsprosse, wie Strasburger ihn annimmt, lässt sich diese Stellung nicht vereinbaren. „Kein Cladodium, auch das blattähnlichste nicht, hat die Gefässbündel in einer Ebene, mit dem Xylem auf der einen Seite, sondern in allen (er untersuchte *Ruscus*, *Xylophylla*, *Carmichaelia*, *Phyllocladus*, *Mühlenbeckia)* sind die Gefässbündel entweder allesammt oder doch in der Mitte des Organs um ein gemeinsames Centrum gestellt, mit dem Xylem nach innen, wie in gewöhnlichen Stengeln."

Sowohl Eichler wie Strasburger beriefen sich theils auf die Entwickelungsgeschichte, theils auf die Anatomie der Fruchtschuppe, und beide fanden in denselben Thatsachen ausreichende Stütze für ihre ganz entgegengesetzten Forschungsergebnisse!

Die verschiedenen Deutungen der Anatomie der Fruchtschuppe bestimmten mich schon vor 10 Jahren, als meine grössere Studie „Die Gymnospermen" sich eben im Druck befand, auch selbst einmal die Anordnung der Gefässbündel in Frucht- und Deckschuppe, zunächst der Abietineen, genauer zu untersuchen, denn es schien mir doch unglaublich, dass die anatomischen Thatsachen so gar zweideutig sein sollten, dass sie die Spross- und die Excrescenztheorie gleich gut erweisen würden. Die anatomische Untersuchung von Zapfen verschiedener Abietineen ergab mit Evidenz, dass die Fruchtschuppe ein Spross sein müsse, weshalb ich am Schlusse meiner Studie über die Gymnospermen 1890 auf p. 147 bereits bemerkt habe, dass die Anordnung der Bündel im Basaltheile der Fruchtschuppe die Achsennatur dieser Basis geradezu beweist, und ich stellte eine nähere Mittheilung hierüber in nächste Aussicht. Die sich steigernde Verschlimmerung meines Augenleidens hinderte mich aber an der noch zuvor beabsichtigten Fortsetzung dieser Untersuchungen und die bereits angefertigten Zeichnungen und schriftlichen Bemerkungen blieben liegen. Ich lasse sie nunmehr, nur um die Gefässbündelanatomie von *Cupressus* vermehrt, hier folgen in der Erwartung, dass sie die falsche Eichler'sche Lehre endlich zu Falle bringen werden.

Der Grundplan des anatomischen Baues der Fruchtschuppe von *Pinus*, *Tsuga*, *Abies*, *Picea* und *Larix*, die ich untersucht habe, ist überall derselbe, wesentlich so, wie ihn Strasburger angegeben, doch mit verschiedenen Variationen, die man nach dem [illegible] Bekannten kaum vermuthen würde. Eine genaue ver-

gleichend-anatomische Untersuchung und Darstellung der Zapfen und Fruchtschuppen wäre keine undankbare Aufgabe. Ich kann sie jedoch nur so weit geben, als es zum Erweise der noch immer verkannten Sprossnatur der Fruchtschuppe nöthig ist. Ich muss bemerken, dass ich nur völlig erwachsene und ausgereifte (von *Pinus* zweijährige) Zapfen untersucht habe, aber es wird sich zeigen, dass diese zu dem erwähnten Zwecke noch geeigneter sind als jüngere Entwickelungsstadien, welche Strasburger hauptsächlich benutzt zu haben scheint.

Pinus cembra. Bei dieser Art findet man auf dem zur Oberfläche der Rhachis parallelen Querschnitt der Fruchtschuppenbasis, dort, wo die Bündel derselben aus der Rhachis kommen, meist vier Bündel um ein Centrum gestellt, mit dem Xylem nach innen (also so wie es Strasburger für *Pinus pumilio* angiebt). Von diesen sind die drei oberen für die Fruchtschuppe, das unterste für das Deckblatt bestimmt. Die seitlichen, transversal gestellten Fruchtschuppenbündel sind viel breiter, das obere schmal, mehr gerundet (Fig. 9, 10 Taf. X). Wenn man sich die 3lappige Anlage der Fruchtschuppe, mit zwei breiten Seitentheilen und dem schmalen mittleren Fortsatz (Kiel mit Mucro) vergegenwärtigt (Strasburger, Conif. und Gnetac., Fig. 6—11, Taf. V), so erhält man den Eindruck, dass diese drei Bündel den drei Lappen der Anlage (den zwei Ovularblättern und dem mittleren sterilen Blatte) entsprechen. Die vier Bündel stehen also im Kreise oder in Ellipsenform, das runde Deckblattbündel etwas mehr entfernt von den oberen Bündeln. Gewöhnlich befindet sich das rundliche obere Bündel näher an dem einen Seitenbündel, von ihm durch einen schmaleren Streifen Grundgewebe (Interfasciculargewebe) getrennt, als von dem anderen (Fig. 10 Taf. X). Dies weist darauf hin, dass es durch Theilung des näheren seitlichen Bündels entstanden sein mag, und in der That erhielt ich einige Male Durchschnitte, in denen nur zwei seitliche, einander opponirte Fruchtschuppenbündel vorhanden waren, von denen eines länger (resp. breiter) war und am oberen Ende umgebogen (Fig. 11, 12 Taf. X), sodass von ihm durch Theilung im ferneren Verlaufe und durch intercalare Bildung eines Markstrahls das obere Bündel ganz wohl abgetrennt werden konnte. Auf weiter fortgesetzten Durchschnitten durch die Schuppenbasis sieht man das Deckblattbündel sich nach abwärts in das sich befreiende Deckblatt immer mehr entfernen; der Kreis der drei Fruchtschuppenbündel aber öffnet sich nach

aussen und unten immer mehr, indem die Seitenbündel mit ihren äusseren Rändern immer mehr auseinander weichen und so einen flacheren Bogen bilden (Fig. 13 Taf. X). Die seitlichen Bündel, welche Anfangs gegeneinander mit dem Xylem gekehrt sind, so wie in einer normalen Knospe die lateralen Vorblätter es sind, drehen sich mithin mit ihrem Xylemtheil immer mehr nach vorn, ebenso wie die Vorblätter der Knospe sich drehen müssten und in den Anamorphosen sich wirklich drehen, um in die der normalen Fruchtschuppe zukommende Lage, mit ihren Oberseiten nach aussen, zu gelangen.

Der Bogen der Gefässbündel verflacht sich in höheren Lagen der Fruchtschuppe immer mehr und es beginnen sich die seitlichen Bündel durch Ausbildung von Interfascicularstrahlen (Intrafascicularstrahlen waren in ihnen schon früher vorhanden) weiter zu theilen (Fig. 14 Taf. X). Die Bündel gehen aus der Rhachis etwa unter rechtem Winkel ab, also, wenn man den Zapfen aufrecht hält, in horizontaler Richtung; indem sich jedoch der Bogen der drei Bündel immer mehr verflacht, biegen sich dieselben, sich verzweigend, in der verbreiterten Fruchtschuppe allmählich nach aufwärts, das Xylem derselben, welches, nachdem der Kreis der Schuppenbündel sich unterseits geöffnet, nach unten sah, kommt, nachdem die Aufwärtsbiegung stattgefunden, natürlich nach aussen zu liegen. Es ist also die Angabe, auf welche Eichler soviel Gewicht legte, dass die in die Fruchtschuppe eintretenden Bündel sich alsbald collateral stellen, mit dem Xylem nach aussen, gar nicht einmal richtig, da diese Bündel Anfangs, und eine ganze Strecke weit, die Lage, welche den Bündeln eines Blüthensprosses (und nicht einer blossen Blattexcrescenz) zukommt, einhalten und erst weiterhin die Tracheen nach aussen kehren.

Wäre die Fruchtschuppe eine Excrescenz der Deckschuppe, nach Eichler's Ansicht, so müssten ihre Bündel von Anfang an ihr Xylem gegen das Xylem des Deckschuppenbündels gewendet haben, wie dies bei richtigen Excrescenzen der Oberseite der Blätter der Fall ist. Eichler beruft sich freilich auch darauf, dass im gemeinsamen Blattstiel schildförmiger Blätter die Gefässbündel immer einen Kreis bilden, wenigstens oberwärts, während sie nach unten zu je nach der Beschaffenheit des Blattgrundes in einen offenen Bogen auseinandertreten können. Das ist richtig, passt es aber auf die mit der Deckschuppe vereinigte Fruchtschuppe?

Die Deckschuppe ist ein flaches Schuppenblatt (Niederblatt) mit breiter Insertionsbasis, wo sollte da ein gemeinsamer Blattstiel herkommen? Die Fruchtschuppe ist bei den Abietineen nicht schildförmig, selbst bei *Pinus* nicht, obzwar sie am Ende in der Apophyse verdickt ist, die Bündel stehen auch im Apophysentheile nicht im Kreise, sondern (wie auch Eichler's Fig. 17 zeigt) im flachen Bogen. Der Bündelkreis befindet sich nur in der äussersten verschmälerten Basis der Fruchtschuppe, mit dem dritten mittleren Bündel nach oben. In Blattstielen, deren Bündel einen ziemlich vollkommenen Kreis bilden, fand ich diesen Kreis auf der Oberseite immer offen. In der stielartigen Basis der Fruchtschuppe erscheint der Kreis nach Entfernung des Deckblattbündels umgekehrt nach unten geöffnet. Wenn eingewendet würde, dass der Bündelkreis am Grunde der Schuppe auch vom Deckblattbündel mitgebildet wird, und somit nur einem Organ, einem Blatte entsprechen muss, so kann ich diesen Einwurf mit dem Hinweis auf *Ginkgo* entkräften. Dass bei *Ginkgo* der die Samenanlagen tragende axilläre Blüthenstiel ein axillärer Spross ist, unterliegt, wie früher ausgeführt, keinem Zweifel (selbst Eichler zweifelte nicht daran). Dieser Stiel ist auf der Aussenseite etwas abgeflacht, auf der Innenseite gewölbt. Aus der Achse des Brachyblasten treten zwei Bündel in das Tragblatt, zwei über denselben in die Blüthenachse; alle vier Bündel stehen im Kreise, mit ihrem Xylem nach dem gemeinsamen Centrum; die zwei unteren Bündel (des Tragblattes) kehren demgemäss ihr Xylem mehr nach oben, die zwei oberen (des Blüthenstiels) mehr nach unten, wie dies auch Eichler in seiner Fig. 57 darstellt. Häufig giebt eines der beiden Blüthenstielbündel für eine dritte mediane Samenanlage einen Zweig ab, der als ein drittes Bündel des Stiels eine obere Stellung einnimmt, entsprechend einem mittleren Vorsprung auf der gewölbten Oberseite des Blüthenstiels. Das ist alles gerade so, wie wir es auch in der Fruchtschuppenbasis von *Pinus cembra* finden, daher es keinem Zweifel unterliegt, dass die Fruchtschuppe dieser Kiefer so wie der Blüthenstiel von *Ginkgo* ein axillärer Spross ist. Erst in der weiteren Verzweigung und Anordnung der Bündel verhalten sich Fruchtschuppe und Blüthenstiel, ihrer weiteren verschiedenen Ausbildung entsprechend, verschieden. Die Aufnahme des Deckblattbündels in den Bündelkreis der Fruchtschuppe verliert also durch das analoge Verhalten der Bündel des Samenstiels und dessen Stützblattes bei *Ginkgo* alles Auffallende. Der Vergleich

mit dieser Gattung, die allerdings ein Bindeglied von den übrigen Coniferen zu den Cycadaceen bildet, ist wichtig, weil dieselbe in morphologischer Hinsicht doch dem Formenkreise der Coniferen angehört und mit den Taxaceen, zumal *Cephalotaxus*, wie Strasburger gut erkannt hat, am meisten übereinstimmt. Die zweisamige Blüthe der Abietineen ist aber wiederum der zweisamigen Blüthe von *Cephalotaxus* nächst verwandt.

Pinus strobus. Die Fruchtschuppe des reifen Zapfens zeigt folgende anatomische Structur. Statt des Kreises der vier getrennten, in Grundgewebe eingebetteten Bündel des vorigen Falles tritt in die Fruchtschuppe ein geschlossener Centralcylinder, dessen Xylem ein kleines centrales Mark umschliesst (Fig. 15 Taf. X). Die Holzzellenreihen verlaufen radial vom Marke zur Peripherie, von feinen radiären Markstrahlen durchsetzt. Fig. 15 Taf. X zeigt das Holzskelett der Gefässbündel, welches durch Entfernung des Rindenparenchyms und der Basttheile freigelegt worden ist. Der Durchschnitt des Holzcylinders hart an seiner Basis zeigt das centrale Mark und vier stärkere, doch ungleich breite Markstrahlen, zwischen denen das Deckblattbündel und die drei Fruchtschuppenbündel wenigstens angedeutet sind. Der Centralcylinder breitet sich in zwei Schenkel aus, von denen die Bündel in den flachen Theil der Fruchtschuppe abgehen.

Auf Durchschnitten des Centralcylinders näher zur flachen Schuppe findet man oftmals denselben durch einen oder zwei breitere Interfascicularstrahlen oberseits in zwei oder drei Bündel zerlegt und nach abwärts durch einen noch breiteren Grundgewebsstreifen geöffnet (Fig. 16, 17 Taf. X), so dass diese zwei oder drei Bündel dieselbe Lage zeigen, wie die zwei bis drei oberen Bündel von *Pinus cembra* (in Fig. 9—12 Taf. X).

Nicht immer jedoch theilt sich der centrale Holzcylinder in die zwei oder drei besagten Stränge. Ich erhielt andermal Durchschnitte des Holzcylinders, der vollkommen geschlossen und von zahlreichen gleichartigen feinen Markstrahlen durchstrahlt war (Fig. 18 Taf. X). Auf höher in der Fruchtschuppe geführten Schnitten sieht man ihn durch eine schmale, ins Mark eindringende Bucht unterseits sich öffnen (Fig. 19 Taf. X), und weiterhin, indem die Bucht sich erweitert, den Kreis in einen seichteren Bogen übergehen (Fig. 20 Taf. X). Hier markiren sich bereits stärkere Markstrahlen in dem Bogen und wird so die Theilung der Bogenschenkel in die Gefässbündeläste vorbereitet.

Was aber das Deckblattbündel betrifft, so konnte ich ein solches niemals auf dem Wege zum Deckblatt der Fruchtschuppe antreffen. Die Oeffnung des Cylinders auf der Unterseite findet dadurch statt, dass eine Partie desselben, also ein Deckblattbündel, von den beiden Seitenbogen des Kreises durch parenchymatisches Zwischengewebe sich abtrennt, welches Bündel jedoch nach kurzer Strecke blind endigt, wie aus Fig. 15 Taf. X zu ersehen ist. Entweder ist nun das Deckblattbündel in seinem weiteren Verlauf so zart und unverholzt, dass es an der reifen Fruchtschuppe in dem todten, bräunlichen Parenchym nicht deutlich erkannt wird, oder es erlischt wirklich und das Deckblatt bleibt gefässbündellos, was im Frühjahr zur Blüthezeit, wo das Deckblatt wohl erhalten ist, untersucht werden müsste.

Soviel ist aber klar, dass die bei *Pinus cembra* schon anfänglich beim Eintritt getrennten Bündel der Fruchtschuppe und des Deckblatts bei *P. strobus* anfänglich in einen geschlossenen Cylinder vereinigt oder verschmolzen sind, bisweilen so vollkommen, dass sie auch weiterhin, wenn der Kreis sich öffnet, eine längere Strecke weit verschmolzen bleiben.

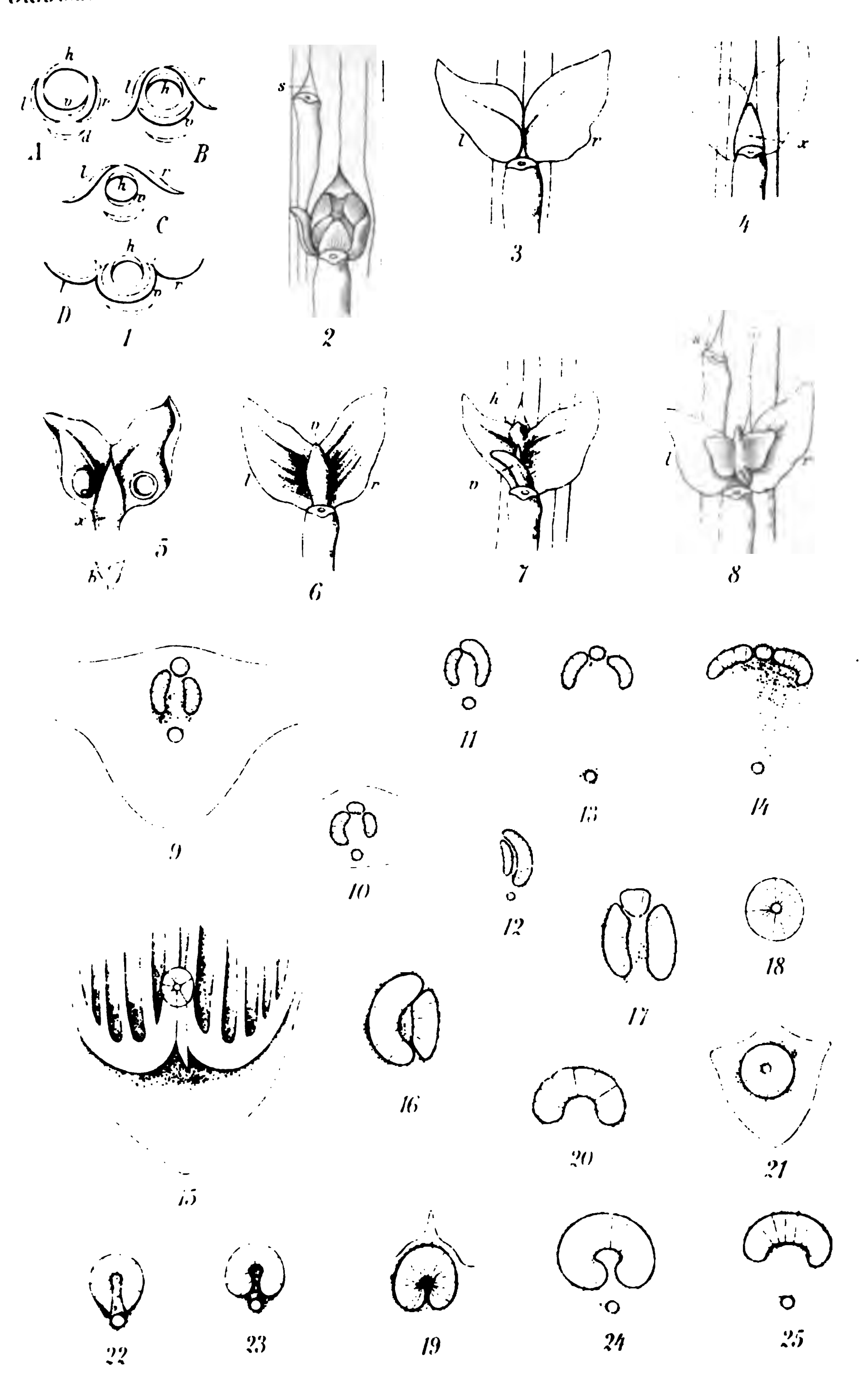
Der angesagte Unterschied beider Kiefernarten lässt sich wohl darauf zurückführen, dass bei *P. cembra* die Gefässbündel schwächer sind (wie aus dem Vergleich von Fig. 9 und Fig. 16, 17 Taf. X ersichtlich) und das Grundparenchym, dem sie eingebettet sind, überwiegt, bei *P. strobus* aber beides umgekehrt sich verhält.

Pinus silvestris. Die vollkommene Verschmelzung der Bündel der Fruchtschuppe und ihres Deckblatts ist bei der gemeinen Kiefer bereits ganz constant. Fig. 21—25 Taf. X stellen eine Reihe von aufeinander folgenden Schnitten durch die Bündel der gemeinsamen Schuppenbasis dar. In Fig. 21 sieht man den geschlossenen Holzcylinder mit centralem Marke, nahe der Stelle, wo dieser aus dem Holz der Zapfenrhachis austrat; in Fig. 22 beginnt sich das Deckblattbündel von dem Kreise abzuzweigen und aus ihm herauszutreten, wodurch der Kreis nach vorn und unten geöffnet wird; in Fig. 23 ist die Trennung und Isolirung dieses Bündels weiter gediehen, in Fig. 24 hat sich das Deckblattbündel weiter entfernt; das vergrösserte Mark des nunmehr nach abwärts weiter geöffneten Bündelkreises communicirt mit dem Parenchym, durch welches das Deckblattbündel verläuft. In Fig. 25 endlich ist der Holzkreis bereits in einen flacheren und breiteren Bogen ausgebreitet, das Mark auf der Unterseite dieses Bogens ist ein

Theil des allgemeinen Grundgewebes der Unterseite, in welchem sich das Deckblattbündel bereits beträchtlich vom Gefässbündelbogen der Fruchtschuppe entfernt hat. Sodann tritt dieses Bündel ins frei abgetrennte Deckblatt, und im Querschnitt durch die verflachte Fruchtschuppe (Fig. 26) hat sich der Bogen ziemlich gerade gestreckt und in eine Reihe von Anfangs dicht nebeneinander liegenden, nur durch schmale Parenchymstrahlen getrennte Bündel getheilt.

Eichler zeichnete in Fig. 15 seiner Tafel einen Querschnitt der gemeinsamen Schuppenbasis von *Pinus silvestris*, in welcher ausser dem Deckblattbündel zwei Bündel an der oberen Fläche des Fruchtschuppentheiles ganz nackt und frei liegen, ohne von einer Schicht Rindengewebes bedeckt zu sein, und er sagt im Texte der citirten Abhandlung p. 14 [1031] mit Bezug auf diese Fig. 15, dass in die Fruchtschuppe zwei Bündel eintreten, und auf p. 16 bemerkt er: „An der untersten Basis sind es freilich meist zwei Bündel und haben sie ihre Tracheen noch mehr einander zugewandt (Fig. 15)." Ich kann mir diese sonderbare Figur nicht anders erklären, als dass dort von dem Bündelbogen meiner Fig. 23 oder 24 Taf. X durch einen schief geführten Schnitt die Enden der beiden Schenkel durchschnitten worden sind, wofür auch die schief nach beiden Seiten und nach abwärts streichende Lage der Intrafascicularstrahlen in den beiden Bündeldurchschnitten sprechen würde. Ich habe auf Durchschnitten durch die Schuppenbasis reifer Zapfen, und solche hat ja nach seiner Fig. 14 auch Eichler zur Untersuchung verwendet, niemals zwei getrennte Bündel der Fruchtschuppe angetroffen. Eichler aber schloss aus seinem Durchschnitt, die Fruchtschuppe sammt Deckschuppe müsse ein dreispuriges Blatt sein; denn, meinte er, „gerade so (wie in dieser Schuppenbasis) sei es bei jedem dreispurigen Blatt und beweise nicht im Entferntesten, dass hier ein zusammengesetztes Innenorgan vorliege."

Aus den correcten Durchschnitten meiner Fig. 21—24 durch den Bündelkreis ergiebt sich aber im Gegentheil, dass wir es in der Fruchtschuppe mit einem Achselspross, dem sein Deckblatt angewachsen ist, zu thun haben. Denn wenn man auch nach den Durchschnitten des Bündelsystems in der Schuppenbasis von *Pinus cembra* noch zweifeln wollte, ob nicht doch die drei oder vier getrennten Bündel einem Blattstiel angehören, so ist doch bei *P. silvestris* und eigentlich auch schon bei *P. strobus* jeder Zweifel


h
l
v
r
d
A
B
C
D
1
s
2
3
x
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

ausgeschlossen, dass der geschlossene, einen Markcylinder einschliessende hohle Holzcylinder, der auch in der Achse jedes vegetativen einjährigen Achselsprosses, niemals aber, weder bei Gymnospermen, noch bei Angiospermen, in Blattstielen gebildet wird, die axile Natur der Basis der Fruchtschuppe erweist. Dass auch das Deckblattbündel von diesem Centralcylinder ausgeht, erklärt sich wohl durch die Vereinigung der Basis des Deckblatts mit dem axilen Theile des Fruchtschuppensprosses, indem dann das Deckblatt gleichwie ein Blatt des Achselsprosses selber (ähnlich wie das Deckblatt einer Inflorescenz von *Samolus*, *Thesium* u. s. w.) erscheint. Auch steigt das Markrohr im Bündelcylinder der Fruchtschuppe durch das Holz der Rhachis bis in das Mark dieser letzteren hinab, wie man sich auf Längsschnitten leicht überzeugt, was ebenfalls bei gewöhnlichen Achselsprossen der Fall ist.

Tsuga Douglasii. In den Gattungen *Tsuga* (mit *Pseudotsuga*), *Abies*, *Picea*, *Larix* findet man an den Schuppen ausgewachsener, reifer Zapfen einen wesentlich übereinstimmenden anatomischen Bau. Das Deckblattbündel tritt hier niemals mit dem Bündelsystem der Fruchtschuppe in einen Cylinder vereinigt aus der Rhachis, sondern immer für sich in die gemeinsame Schuppenbasis ein. Das Bündelsystem der Fruchtschuppe dagegen erscheint an der Insertion der ganzen Schuppe in Form eines im Querschnitt hufeisenförmigen, nach unten offenen Halbcylinders, mit dem nach Austritt des Deckblattbündels ebenfalls geöffneten Centralcylinder. von *Pinus silvestris* (Fig. 23, 24, Taf. X) vergleichbar, jedenfalls auch den zwei oder drei Bündeln von *P. cembra* gleichwerthig.

Fig. 27 Taf. XI zeigt einen Durchschnitt der Schuppenbasis von *Tsuga Douglasii*, durch welchen die Schuppe genau an der Oberfläche des Holzcylinders der Rhachis abgenommen wurde. Man sieht hier den hochgewölbten hufeisenförmigen Bündelkörper der Fruchtschuppe, darunter in beträchtlicher Entfernung das hier sehr mächtige Deckblattbündel. Wie in dem Durchschnitt Fig. 25 bei *Pinus silvestris* findet die Verbindung zwischen dem Holzkörper der Fruchtschuppe und dem Deckblattbündel durch ein eigenthümliches Gewebe statt, welches sich von dem benachbarten Grundgewebe schon dem äusseren Aussehen nach unterscheidet, welches ich aber nicht näher mikroskopisch untersucht habe. Bei der *Tsuga Douglasii* verlassen also die Bündel des Deckblatts und seines Achselsprosses bereits den Bündelkreis der Zapfenrhachis in

ausgeschlossen, dass der geschlossene, einen Markcylinder einschliessende hohle Holzcylinder, der auch in der Achse jedes vegetativen einjährigen Achselsprosses, niemals aber, weder bei Gymnospermen, noch bei Angiospermen, in Blattstielen gebildet wird, die axile Natur der Basis der Fruchtschuppe erweist. Dass auch das Deckblattbündel von diesem Centralcylinder ausgeht, erklärt sich wohl durch die Vereinigung der Basis des Deckblatts mit dem axilen Theile des Fruchtschuppensprosses, indem dann das Deckblatt gleichwie ein Blatt des Achselsprosses selber (ähnlich wie das Deckblatt einer Inflorescenz von *Samolus*, *Thesium* u. s. w.) erscheint. Auch steigt das Markrohr im Bündelcylinder der Fruchtschuppe durch das Holz der Rhachis bis in das Mark dieser letzteren hinab, wie man sich auf Längsschnitten leicht überzeugt, was ebenfalls bei gewöhnlichen Achselsprossen der Fall ist.

Tsuga Douglasii. In den Gattungen *Tsuga* (mit *Pseudotsuga*), *Abies*, *Picea*, *Larix* findet man an den Schuppen ausgewachsener, reifer Zapfen einen wesentlich übereinstimmenden anatomischen Bau. Das Deckblattbündel tritt hier niemals mit dem Bündelsystem der Fruchtschuppe in einen Cylinder vereinigt aus der Rhachis, sondern immer für sich in die gemeinsame Schuppenbasis ein. Das Bündelsystem der Fruchtschuppe dagegen erscheint an der Insertion der ganzen Schuppe in Form eines im Querschnitt hufeisenförmigen, nach unten offenen Halbcylinders, mit dem nach Austritt des Deckblattbündels ebenfalls geöffneten Centralcylinder. von *Pinus silvestris* (Fig. 23, 24, Taf. X) vergleichbar, jedenfalls auch den zwei oder drei Bündeln von *P. cembra* gleichwerthig.

Fig. 27 Taf. XI zeigt einen Durchschnitt der Schuppenbasis von *Tsuga Douglasii*, durch welchen die Schuppe genau an der Oberfläche des Holzcylinders der Rhachis abgenommen wurde. Man sieht hier den hochgewölbten hufeisenförmigen Bündelkörper der Fruchtschuppe, darunter in beträchtlicher Entfernung das hier sehr mächtige Deckblattbündel. Wie in dem Durchschnitt Fig. 25 bei *Pinus silvestris* findet die Verbindung zwischen dem Holzkörper der Fruchtschuppe und dem Deckblattbündel durch ein eigenthümliches Gewebe statt, welches sich von dem benachbarten Grundgewebe schon dem äusseren Aussehen nach unterscheidet, welches ich aber nicht näher mikroskopisch untersucht habe. Bei der *Tsuga Douglasii* verlassen also die Bündel des Deckblatts und seines Achselsprosses bereits den Bündelkreis der Zapfenrhachis in

derselben Anordnung, die sie bei der Kiefer erst innerhalb der Schuppenbasis nach Abtrennung des Deckblattbündels von dem geschlossenen Centralcylinder erhalten.

Weitere Querschnitte des Bündelkörpers der Fruchtschuppe und des zugehörigen Deckblattbündels bei *Tsuga Douglasii*, von unten nach oben gewonnen, zeigen die Fig. 28, 29, 30, Taf. XI. In Fig. 28 ist die obere Wölbung des Holzkörpers der Fruchtschuppe niedriger und die untere Bucht desselben flacher geworden. Noch mehr abgeflacht erscheint er in Fig. 29 und die Bucht schon sehr seicht. Wie sonst überall ist dieser Holzkörper durch feine Xylemstrahlen gefächert, auffällig sind durch ihre grössere Stärke und ihren vollständigen Durchgang zwei Strahlen, durch welche ein mittleres keilförmiges Bündel von den zwei Seitenpartien getrennt erscheint. Es werden dadurch offenbar dieselben drei Bündel angedeutet, die bei *Pinus cembra* von Anfang an von einander gesondert sind.

In Fig. 30 Taf. XI ist der Holzkörper noch mehr gerundet mit beinahe schon ganz flacher Basis. Diese Figur entspricht so ziemlich der Fig. 20 auf Eichler's Tafel, welche der genannte Autor als Beispiel des Eintritts nur eines Bündels in die Fruchtschuppe anführt (l. c. p. 14 [1031]). Das ist aber keineswegs ein Durchschnitt durch die tiefste Basis, und es blieb Eichler verborgen, dass dieses eine Bündel den drei verschmolzenen Bündeln einer Kiefer entspricht. Fig. 31 und 32 Taf. XI sind Durchschnitte durch die bereits frei gewordene, sich verflachende Fruchtschuppe. Der Xylemkörper ist in einen flachen, weiten Bogen umgewandelt, in welchem die Theilung in eine Reihe von Bündeln stufenweise fortschreitet. In Fig. 31 ist das mittlere Bündel schon deutlich durch stärkere Interfascicularstrahlen abgesondert, die seitlichen zwei Bündelpartien noch kaum zertheilt, in Fig. 32 sieht man deren Zerfall schon deutlicher, besonders in der Mittelpartie des Bogens, während derselbe in den Seitenschenkeln nur erst angedeutet ist.

Abies Nordmanniana. Fig. 33 Taf. XI ist wiederum ein Schnitt genau an der Insertionsstelle der Schuppe, dort wo die Leitbündel von der Rhachis abgehen. Das Deckblattbündel ist schwächer als bei *Tsuga Douglasii*, sonst besteht kein wesentlicher Unterschied vom Bündeldurchschnitt der Fig. 27. Auch der Durchschnitt durch den Basaltheil der vom Deckblatt freigewordenen und verflachten Fruchtschuppe in Fig. 34, wo der Bündelbogen sich an-

schickt, in einzelne Bündel sich zu theilen, lässt nichts Besonderes erkennen. Weder bei den Tannen, noch bei *Tsuga Douglasii* trennt sich das Deckblattbündel erst in der Schuppenbasis vom Centralcylinder, und ich meine, dass Eichler's Angabe, dass bei manchen *Abies*-Arten nur ein Bündel aus der Zapfenachse in die Schuppe tritt, welches sich erst innerhalb ihrer Basis theilt, überhaupt unrichtig ist.

Larix europaea verhält sich ganz ähnlich, wie die Vorhergehenden, und auch *Picea excelsa* zeigt in der Fruchtschuppe denselben hufeisenförmigen Bündelkörper, das Deckblattbündel fehlt jedoch sowohl in der gemeinsamen Schuppenbasis, als auch im Deckblatt selbst, welches aus Zellen mit verdickten Wänden besteht und zwei grosse Harzcanäle besitzt.

Cupressus sempervirens. Des Vergleiches wegen will ich noch die interessante Anordnung der Gefässbündel in der Zapfenschuppe der Cypresse besprechen und durch eine Serie von Querschnitten (Fig. 36—46 Taf. XI) illustriren. Wie bei allen Cupressineen ist das Deckblatt mit der Fruchtschuppe zum grössten Theile vereinigt, nur der Gipfeltheil desselben ist in Form eines ovalen Plättchens frei über der Mitte der Rückseite des fünf- bis sechsseitigen, zur Reifezeit trocken sehr runzlig geschrumpften Schildes der Schuppe entwickelt (Fig. 35). Am Grunde des Stiels der Zapfenschuppe sieht man einen geschlossenen centralen Xylemcylinder wie bei der Kiefer, mit rundlichem, etwas in die Länge gezogenem Marke. Nach abwärts bildet die Schuppenbasis einen kielartigen Vorsprung, in dessen weichem Grundgewebe ein Harzcanal sich befindet (Fig. 36). Etwas höher (Fig. 37) wird das Mark mehr dreieckig, sodann (Fig. 38) quergestreckt spaltenförmig, der Holzcylinder auf der Unterseite etwas ausgeschnitten. In Fig. 39 ist der Einschnitt viel tiefer geworden und es hat sich ein im Querschnitt rundliches Bündel, welches oben und seitlich vom Marke umfangen wird, deutlich von dem Xylemkreise abgetrennt. Dieses Bündel ist das Deckblattbündel.

In Fig. 40 hat sich der Holzcylinder auf der Unterseite bereits ganz geöffnet, das Deckblattbündel liegt vollkommen frei, umgeben von dem grösser gewordenen Markgewebe und von den Bogenschenkeln des nun hufeisenförmigen Holzcylinders umfangen. In Fig. 41 Taf. XI hat sich der Bündelcylinder im oberen mittleren Theile vollkommen, in den unteren Seitenschenkeln nur theilweise oder gar nicht, in einzelne Bündel getheilt, das Deckblattbündel

hält sich näher der Concavität des oberen Bündelbogens, so wie auch die freie Spitze des Deckblatts auf dem Schilde der Zapfenschuppe mehr nach oben liegt. In Fig. 42 hat sich das Deckblattbündel in zwei Bündel getheilt, von denen eines (rechts) sich bereits auch zu theilen beginnt. In Fig. 43 ist die Theilung des erweiterten Bündelkreises der Fruchtschuppe noch weiter fortgeschritten, in dem weiten Mark sieht man bereits drei, wie in der vorigen Figur von der Concavität des Bündelbogens etwas entferntere Deckblattbündel. So wie sich die Schuppe nach oben immer mehr verbreitert, wird auch der nach unten geöffnete Bündelkreis immer weiter, die Zahl seiner Bündel nimmt zu; man sieht in dem mächtigen Markgewebe (Fig. 44 Taf. XI) in Folge einer weiteren Theilung des rechtsseitigen der drei Deckblattbündel nunmehr deren vier. Der Harzcanal ist mit der Verkürzung des unteren Vorsprungs der Schuppe immer näher zum Bündelkreise gerückt und liegt in Fig. 44 bereits knapp vor der Oeffnung des Kreises.

Fig. 45 Taf. XI zeigt eine andere grössere Schuppe von der Unterseite des Schildes; auf dem näher als in Fig. 44 zur Schildoberfläche geführten Querschnitte sieht man noch zahlreichere, aber kleinere Durchschnitte der Bündel des offenen Kreises, zwischen dessen Schenkel der Harzcanal getreten ist, aber nur drei Deckblattbündel. Von derselben Schuppe stellt Fig. 46 Taf. XI einen Querschnitt ganz nahe der Oberfläche des Schildes dar. Die Bündel des hufeisenförmigen Kreises sind noch zahlreicher, kleiner, vollkommener gesondert und zur Peripherie hinstreichend; die drei Deckblattbündel der Fig. 45 sind wieder auf vier vermehrt. Der Harzcanal liegt zwischen den nach oben bogenförmig umgewendeten, in ein paar kleine Bündelchen zerfallenen Bogenschenkeln.

Die Zapfenschuppe der Cypresse erhält also aus der Zapfenachse denselben geschlossenen Xylemring mit kleinem Mark, wie die Zapfenschuppe der Kiefer, und wie bei dieser öffnet sich im weiteren Verlaufe durch den Stiel der Schuppe der Xylemring, indem sich unterseits das Deckblattbündel von ihm abzweigt. Es hat also die Zapfenschuppe von *Cupressus* dieselbe morphologische Bedeutung, wie die der Kiefer. Sie stellt also ebenfalls einen Spross dar, der mit seinem Deckblatt, nur weit vollkommener als bei den Abietineen, vereinigt ist. Eben diese hochgradige Verschmelzung beider Organe ist auch die Ursache, dass sich bei der Cypresse das Deckblattbündel vom Bündelsystem des Sprosses, der Fruchtschuppe, nicht

entfernt, vielmehr von dem Bündelkreise desselben umschlossen wird. Auch bleibt das Deckblattbündel nicht einfach, sondern theilt sich, wie auch sonst bei den Cupressineen, und zwar in drei bis vier kleine Bündel. Aus dem Verhalten der Fruchtschuppenbündel muss man schliessen, dass das Schild nicht bloss in seiner oberen Hälfte, wie gewöhnlich angenommen wurde, sondern zum grössten Theile auch in seinen Seitentheilen von der Fruchtschuppe gebildet wird, welche um das Deckblatt gleichsam herumgeschlagen ist und es umwallt hat.

Eichler giebt von der Schuppe von *Cupressus sempervirens* drei Durchschnittfiguren, Fig. 32—34. Den geschlossenen Bündelcylinder mit dem centralen Mark zeichnet er richtig in seiner Fig. 32, doch ohne über denselben etwas zu bemerken. In der Abhandlung behauptete er aber, dass die Zapfenschuppen der Cupressineen keinen differenzirten Innenauswuchs (wie bei den Taxodieen) besitzen, sondern entweder ganz einfach sind (!) oder nur mit einer stärkeren oder schwächeren Innenanschwellung, welche den Gipfel der Schuppe herabdrückt. Diese Anschwellung erhalte wieder ihre eigenen Gefässbündel mit umgekehrten Tracheen (dazu wird Fig. 32 bis 34 zu *Cupressus* citirt), wie es nicht anders sein kann, wenn ein Blatt auf der Oberseite sich so verstärkt, dass es mitunter, wie bei *Cupressus*, vollkommen schildförmig wird. Bei schildförmigen Schuppen schliessen die Gefässbündel dieser Anschwellung mit den Bündeln der unteren Hälfte zu einem ebenso vollkommenen Kreise zusammen, wie im Stiel irgend welches schildförmigen Laubblatts. In den dazu citirten Fig. 33 und 34 hat aber Eichler die Deckblattbündel übersehen oder von den Fruchtschuppenbündeln nicht unterschieden, noch weniger die Abtrennung des Deckblattbündels von dem Centralcylinder, über den er hinwegging, beobachtet. Die von ihm in Fig. 33 gezeichneten, im unten offenen Kreise stehenden Bündel gehören sämmtlich nur der Fruchtschuppe zu.

Auf Strasburger's Querschnitten der Schuppe von *Cupressus funebris* (Fig. 39—42 Taf. IV) sind die Grenzen der Bündel der Fruchtschuppe und derjenigen des Deckblatts nicht deutlich unterscheidbar. Doch sagt der Autor: „dabei greifen die seitlichen Bündelzweige des oberen Systems um die unteren und schliessen sie theilweise ein, wie in Fig. 42.“ Besser passt zu meinen Figuren, was derselbe über die Bündel der Schuppe von *Chamaecyparis Lawsoniana* und *pisifera* sagt (dazu seine Fig. 43 und 44—46 Taf. IV).

„Das äussere Bündel (Deckblattbündel), sagt er, bleibt hier einfach oder spaltet sich doch nur ganz wenig und begleitet lange Zeit das mittlere des oberen Systems, dicht an der Oberseite der Schuppe sich haltend; die seitlichen Zweige des oberen Systems kommen daher auf dem Querschnitte weit tiefer als jenes zu liegen.“ Dass das Deckblattbündel sich von einem geschlossenen Bündelcylinder ablösen würde, davon sagt er nichts.

Aus allen mitgetheilten anatomischen Thatsachen ergiebt sich klar und unzweifelhaft, dass die Fruchtschuppe der Abietineen, dann auch von *Cupressus* und sicherlich auch von anderen Coniferen ein eigenthümlich umgebildeter, zu einem Deckblatt axillärer Spross ist, der darum auch in den zum vegetativen Zustand zurückkehrenden abnormen Durchwachsungen der Zapfen in verschiedenen Uebergangsformen als normaler Spross, als vegetative Knospe sich ausbilden kann. Wenn auch diese „Abnormitäten“ von Vielen bei Seite geschoben, von Anderen einer vorgefassten Idee zu lieb unrichtig gedeutet worden sind, so kann doch gegen den anatomischen Befund, der so klar vorliegt, wie hier, kein Widerspruch mehr erhoben werden.

Soviel ist also sicher, dass die Basis der Zapfenschuppe axil, die Fruchtschuppe also ein Spross ist, ein Resultat, welches schon durch Strasburger's hervorragende Untersuchungen auf dem Gebiete der feineren Morphologie der Coniferen sichergestellt schien, bis Eichler's in comparativer, anatomischer und teratologischer Beziehung verfehlten zwei Arbeiten über die weiblichen Blüthen der Coniferen jenes bisher allseitig anerkannte Resultat zeitweilig umwarfen und der Excrescenztheorie dieses berühmten Autors, wegen deren verlockenden Einfachheit, zu einem fabelhaften Erfolg verhalfen.

Es kann sich jetzt nur noch um die Frage handeln, ob der flache obere Theil (die Crista) der Fruchtschuppe, in dem die Gefässbündel in eine Fläche gestellt und mit dem Xylem gegen das Deckblatt orientirt sind, ebenfalls axiler oder blattwerthiger Natur ist. Die Anamorphosen lehren das Letztere. Es fragt sich nun, ob auch die Anatomie in dieser Frage eine Entscheidung herbeiführen kann. Hat Strasburger Recht, wenn er sagt, dass die Anordnung der Bündel in einer Ebene mit dem Xylem derselben nach der nämlichen Seite die Blattnatur eines Organs wie die Fruchtschuppencrista nicht absolut beweist, oder muss man Eichler darin beistimmen, dass kein Cladodium, auch das blatt-

ähnlichste nicht, einen solchen Bau besitzt, sondern dass bei allen die Gefässbündel, entweder allesammt oder doch in der Mitte des Organs, um ein gemeinsames Centrum, mit dem Xylem nach innen, gestellt seien?

Das blattähnlichste Cladodium ist das von *Ruscus*, besonders wenn es steril ist, und ist denn auch dessen grösster flacher Theil von neueren Botanikern, wie Van Tieghem und Duval-Jouve, für ein Blatt erklärt worden. Die beiden Genannten stützten sich auch auf die Anatomie und Van Tieghem hat über dieselbe (im Bull. d. l. Société botanique de France, tome 31 (1884) p. 85) folgenden, wörtlich übersetzten Befund mitgetheilt: „In der schmalen und fast cylindrischen Basis sind die Fibrovasalbündel im Kreis um ein kleines Mark gestellt: es ist das der Centralcylinder des Achselsprosses. Oberhalb dieser Basis öffnet sich der Kreis nach vorn (au-dessus de cette base, le cercle s'ouvre en avant), und alle Bündel breiten sich in der Transversalebene aus, um divergirend und sich verzweigend in der ganzen Länge der Lamina emporzusteigen. Auch zeigt der Querschnitt des Organs, in beliebiger Höhe gemacht, im Parenchym eine einzige Reihe von Gefässbündeln verschiedener Grösse, welche alle in derselben Weise, mit dem Bast nach oben, mit dem Holztheil nach unten orientirt sind, so wie es einem Blatt, und nicht einem Flachspross zukommt."

Nach dieser Beschreibung würde sich das sterile Cladodium von *Ruscus* in seinem Gefässbündelsystem genau so verhalten, wie die Fruchtschuppe der Kiefer. Der Anatomie folgend müsste man dieses Cladodium und die Fruchtschuppe für morphologisch gleichwerthig halten. Van Tieghem hat denn auch das sterile Cladodium von *Ruscus* ebenso gedeutet wie die Fruchtschuppe der Abietineen, als einen Spross mit einem einzigen adossirten Blatt, mit dessen Erzeugung die Achse erlischt (also, deutlicher gesprochen, mit einem terminalen Blatt).

Allein ich habe in den Abhandlungen (Rozpravy) der II. Classe der böhmischen Academie (1893) mittels des morphologischen Vergleichs und mittels verschiedener abnormer Wachsthumsvariationen bestimmt nachgewiesen, dass die sterilen Cladodien von *Ruscus*, wie auch anderer Asparageen, der allgemeinen Ansicht gemäss, in der That blattlose, rein axile Flachsprosse sind. Dies könnte ein Präjudiz für die Auffassung der Fruchtschuppe der Coniferen sein. Es ist darum nicht zu verwundern, dass dieselbe auch schon mehrfach, so von Schleiden, Baillon, Dickson, Arcangeli,

Masters[1]), für ein Cladodium gehalten worden ist. Strasburger's Deutung der Lamina der Fruchtschuppe als Discus war auch nicht weit davon verschieden.

Allein die Angaben Van Tieghem's über das sterile Cladodium von *Ruscus* sind ungenau und in wesentlichen Punkten unrichtig, wovon ich mich bald nach meiner citirten Cladodien-Arbeit und auch neuerdings wieder durch eigene Untersuchung überzeugt habe. In der Basis des Cladodiums, ebendort, wo auch das schuppenförmige Stützblatt entspringt, findet man einen rundlichen, mächtigen centralen Sklerenchymring, dessen Wände etwas verholzt sind und mit Phloroglucin röthlich sich färben, und in dessen Mitte ein chlorophyllhaltiges Grundgewebe, dem zahlreichere Gefässbündel, um das Centrum nicht sehr regelmässig orientirt, aber nicht in einem Kreise oder gar Centralcylinder, sondern nach Monokotylenweise unregelmässig zerstreut, eingelagert sind. Diese Sklerenchymscheide wird höherhin transversal elliptisch, mit spitzen Ecken. Nach oben zu verschwindet allmählich das Markgewebe, und die Bündel liegen dann im Sklerenchym. Nach einander rücken in höheren Querschnitten einzelne Bündel in die beiden Ecken und sondern sich einzeln sammt der eckständigen Sklerenchympartie und von ihr umgeben, nachdem sich diese Partie erst von dem centralen Ringe durch eine Einschnürung abzutrennen begonnen hat, gänzlich von demselben ab, indem zwischen sie dünnwandigeres grünes Grundparenchym eindringt. Auf diese Weise treten die Bündel, jedes von einer Sklerenchymscheide umgeben, allmählich successive aus dem centralen Sklerenchymring heraus, in der Ebene der Lamina nach aufwärts vom Centralring immer mehr divergirend, während weitere Bündel mit Sklerenchymscheiden ihnen nachfolgen. Damit wird der centrale Sklerenchymring immer kleiner, die Zahl der in ihm central orientirten Bündel nimmt ab, man findet deren zuletzt nur drei und zwei und schliesslich bleibt, etwa in einem Drittel der Höhe der Lamina oder etwas darüber, nur eines inmitten des zur einzelnen Sklerenchymscheide verkleinerten Ringes, gerade unter dem aussen vorspringenden Kiele aufsteigend. Die ausserhalb des centralen Ringes im grünen Grundgewebe der Lamina befindlichen, über dem unteren Drittel oder in der Mitte der Cladodiumhöhe also alle Bündel kehren ihre Tracheen aller-

---

1) So wenigstens in einer späteren Abhandlung, früher hatte sich derselbe der Eichler'schen Theorie angeschlossen.

dings gegen die Aussen- oder Unterseite, ihr Phloëm nach der Oberseite des Cladodiums. Der centrale Sklerenchymring verjüngt sich also nach oben, ist also wie ein Kegel, der an der Spitze mit einem grösseren medianen, bereits mit dem Xylem nach aussen orientirten Bündel endigt.

Wenn das Cladodium fertil wird, so steigt der breitere Sklerenchymring, unterwegs auch Bündel in die Seitenflügel abgebend, mit seinen central orientirten Bündeln bis zum Hochblatt und zu der Inflorescenz, giebt Bündel an die Bracteen und Blüthenstiele ab und verjüngt sich darüber rasch in ein medianes Bündel.

Von einem centralen Bündelcylinder, dessen Bündel in einen Kreis gestellt wären, der sich wie in der Fruchtschuppe aussen öffnen würde, worauf sich die Bündel alsbald in eine Ebene stellen würden, kann gar keine Rede sein, und es ist mir unbegreiflich, wie Van Tieghem durch eine halbwegs genaue Beobachtung zu einer solchen Vorstellung gelangen konnte. Er hat offenbar die gemeinsame Sklerenchymscheide für einen centralen Bündelcylinder gehalten. Eichler hatte theilweise Recht, zu sagen, dass in der flachen Lamina des Cladodiums, auch von *Ruscus*, die Bündel wenigstens in der Mitte des Organs central zusammengestellt sind; nur muss hinzugefügt werden, dass doch im oberen Theil der Lamina des Cladodiums von *Ruscus*, oberhalb der Inflorescenz und in sterilen Cladodien etwa vom zweiten Drittel ab, die Gefässbündel wirklich nur in einer Fläche, mit dem Xylem nach aussen angeordnet sind.

Aus der ganz verschiedenen Art und Weise, wie die Anfangs central gestellten Bündel in eine Ebene übergehen, kann wohl geschlossen werden, dass die Fruchtschuppe und das Cladodium von *Ruscus* von verschiedener morphologischer Valenz sein werden (wobei zu beachten ist, dass die Bündel der Coniferen im Kreise, die von *Ruscus* auch im Centrum nach Monokotylenweise zerstreut sind), aber eine bestimmte und sichere Vorstellung von dieser morphologischen Verschiedenheit der beiden Sprosse lässt sich der anatomischen Structur nicht entnehmen. Auch die Entwicklungsgeschichte kann keine Entscheidung herbeiführen, sie kann nicht einmal zum Beweise dienen, ob der Höcker in der Achsel des Deckblatts eine Sprossanlage oder die Anlage einer ventralen Excrescenz des Deckblattes ist, denn ein Höcker ist wie der andere; darum war ja auch nach Strasburger's hauptsächlich ontogenetischen Erklärungen eine Excrescenztheorie der Fruchtschuppe

möglich und sogar siegreich. Selbst der morphologisch-systematische Vergleich, sonst so werthvoll, kann irre führen, wenn kein sicherer Ausgangspunkt für ihn ermittelt worden ist; dies der Grund, warum Strasburger und Eichler, die doch beide auch die vergleichende Methode anwandten, zu ganz verschiedenen Resultaten gelangten, von denen wenigstens eines, wenn nicht beide, unrichtig sein musste.

Dass die Fruchtschuppe ein Spross ist, beweist die Anatomie hinlänglich. Wie er aber eigentlich beschaffen ist, das würde einem kritischen Geiste stets ein Räthsel bleiben (der oberflächlich urtheilende giebt sich leicht mit scheinbaren Gründen zufrieden), wenn nicht glücklicher Weise dann und wann die abnormalen Metamorphosen den Schleier von dem Geheimniss heben würden. Das gilt im höchsten Grade von der Fruchtschuppe, aber auch die Cladodiennatur des flachen Achselsprosses von *Ruscus* wird am anschaulichsten durch abnorme Abänderungen demonstrirt, obgleich hier die vergleichende Methode auch zum Ziele führt. Und doch wollen so viele Botaniker von den Abnormitäten nichts wissen, wollen lieber ihre Augen dem Licht verschliessen und im Finstern herumtappen!

Wie wunderlich muthet z. B. die Schlussbemerkung Eichler's in seiner Publication: „Ueber Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen“ an: „Ohne jene Abnormitäten wäre sicher Niemand auf den Gedanken gekommen, die Fruchtschuppe der Abietineen für ein zusammengesetztes Organ zu halten, und es wären uns dann auch die complicirten Theorien, wenigstens theilweise, erspart geblieben.“ Das ist ungefähr so, wie wenn gesagt würde: ohne das Mikroskop wäre sicher Niemand auf den Gedanken gekommen, dass im Wasser dem blossen Auge unsichtbare Organismen leben, also fort mit dem Mikroskop, — fort mit den Abnormitäten! Einfachheit kann man Eichler's Theorie nicht absprechen, aber nicht immer ist simplex sigillum veri, oft ist der Irrthum sehr einfach und die Wahrheit mehr complicirt. Bei einem vergleichenden Morphologen, der doch Eichler sonst war und sein wollte, erscheint der obige Ausspruch doppelt seltsam[1]).

1) Das Perigon von *Aristolochia clematitis* entsteht wie ein einfacher Ringwall und bleibt auch einfach, und doch hielt es Eichler für eine Symphyse von sechs Perigonblättern, ebenso verhält sich der Fruchtknoten der Primulaceen, und doch berief sich Eichler auf Fälle von Auflösung und Verlaubung der Carpiden, die alsdann über die Kelchtheile fallen, also auf Abnormitäten, ohne welche Niemand auf den Gedanken käme, diesen Fruchtknoten für ein zusammengesetztes Organ zu halten.

Doch ich kehre zur Anatomie der Fruchtschuppe zurück. Denn es bleibt mir noch die Aufgabe, es morphologisch zu erklären, warum das axilläre blattlose Cladodium von *Ruscus*, ebenso wie der als Fruchtschuppe ausgebildete Blüthenspross der Coniferen in seinem oberen flachen Theile dieselbe Anordnung der Gefässbündel mit dem Xylem nach aussen besitzt, die auch eine ventrale Excrescenz aufweist.

Der normale beblätterte Spross hat sein Centrum in der Achse, um welche die Blätter radial gestellt, darum auch die Gefässbündel in der Achse radial angeordnet sind, mit dem Phloëm nach aussen, mit dem Xylem nach innen, also gegeneinander. Die Abhängigkeit der Blätter von der Achse äussert sich nun darin, dass die im flachen Blatt in eine Ebene gestellten Bündel ihr Xylem ebenfalls nach dem Achsencentrum kehren, da sie eines eigenen Centrums entbehren. Die Excrescenz eines Blattes ist aber abhängig von dem Blatte, von dem sie erzeugt worden, ihre Bündel richten sich daher nach den Bündeln des Blattes und kehren diesen ihren gleichnamigen Theil zu: ihr Xylem gegen das Xylem der Blattbündel, wenn die Excrescenz oberseitig oder ventral ist, ihr Phloëm gegen das Phloëm der Blattbündel, wenn die Excrescenz dorsal entsteht. Eichler kannte nur die normalen radiären Sprosse und die Blattexcrescenzen, darum musste er sich, auf eine mangelhafte Kenntniss der Anatomie der Fruchtschuppenbasis sich stützend, in Betreff der Fruchtschuppe für die Excrescenz entscheiden.

Es giebt aber, allerdings mehr oder weniger stark reducirte, auch nur selten vorkommende Sprosse, welche von dem normalen radiären Sprosse darin abweichen, dass sie vom radiären Typus in den blattartigen bilateralen und dorsiventralen Typus übergegangen sind, indem sie ihr Achsencentrum bald über ihrer Basis verloren haben. Es sind also, oberwärts wenigstens, centrumlose Sprosse. Darum verhalten sie sich wie die centrumlosen, blattartigen Excrescenzen und richten ihre Bündel nach dem Deckblatt, in dessen Achsel sie erzeugt sind.

Solche Sprosse sind von dreifacher Art:

1. Cladodien. Dahin gehören nur die „blattähnlichsten" Cladodien der Arten von *Ruscus* (nebst *Danaë* und *Semele*), welche darum auch von Van Tieghem in ihrem oberen flachen Theile für ein Blatt erklärt worden sind. In anderen Cladodien geht ein, radiär angeordnete Gefässbündel enthaltendes Centrum wenigstens in der Mittelrippe bis zur Spitze durch; nur im Cladodium von *Ruscus*

stellen sich die aus dem allmählich sich zuspitzenden, dann verschwindenden centralen Sklerenchymring in die Lamina austretenden Bündel mit dem Xylem gegen das Deckblatt. Hier lässt sich diese Orientirung nicht damit erklären, dass diese Bündel die Richtung, die sie beim Austritt aus der Mutterachse hatten, beibehalten, denn sie sind in dem centralen Sklerenchymring, wenn auch nicht sehr regelmässig, um ein Centrum gruppirt und müssen theilweise eine Umdrehung machen, um ihr Xylem nach aussen zu kehren. Es ist aber die blattartig verbreiterte Achse selbst, nämlich die blattartig verbreiterten Stengelglieder, in welcher die Bündel diese Lage darum einnehmen, weil ihr Centrum allmählich nach oben im Cladodium erlischt.

2. Symphyllodien. So habe ich die Fruchtschuppe der Abietineen und der meisten anderen Coniferen in meinen „Gymnospermen“ benannt und glaube, dass diese Benennung genug bezeichnend ist, um beibehalten werden zu können. Die stufenweise Rückkehr der Fruchtschuppe (bei der Fichte und Lärche) in eine reich- und freiblätterige Achselknospe in den Anamorphosen lehrt, dass die Lamina oder Crista der Fruchtschuppe aus zwei bis drei (bei Taxodieen noch mehr) meist vollkommen vereinigten (bei den Taxodieen öfter, zumal bei *Cryptomeria*, mit den Endtheilen frei ausgegliederten) Blättern besteht, die entweder alle als Carpelle fertil oder z. Th. auch steril sein können. Diese Blätter sind aber nicht, wie die Blätter im normalen Spross (wie auch im vegetativen Spross der Coniferen) radiär um ein Achsencentrum gestellt, denn die Achse erlischt bald an der Basis der Fruchtschuppe und geht in den verschmelzenden Blättern auf, sondern sie sind collateral, nach Art der Blättchen eines zusammengesetzten Blattes (z. B. eines dreitheiligen Blattes, wenn drei Blätter in der Fruchtschuppe verschmolzen sind), alle in eine Ebene gestellt. Sind dieser Blätter zwei (wie bei *Larix*), so entsprechen sie den Vorblättern eines normalen Sprosses, sind ihrer drei, so ist (wenigstens bei der Fichte) das mittlere, sterile Blatt identisch mit dem vorderen Blatte einer normalen Knospe. In Folge der blattartigen bilateralen, dorsiventralen Ausbildung des Achselsprosses sind seine Blätter gegen die Lage, die sie im normalen Sprosse haben würden, verdreht: zwei Vorblätter aus ihrer transversalen Stellung, die sie sonst gegen das Centrum der Knospe haben, um etwa 90° oder darüber, so dass ihre sonst gegen die Knospenachse gewendeten Oberseiten, mithin auch das Xylem der Bündel, in eine gegen das

Deckblatt schauende Ebene zu liegen kommen. Noch mehr verdreht ist das vordere mediane Knospenblatt, um 180°, da seine Oberseite, die in der Normalknospe nach hinten gegen die Knospenachse gewendet ist, in der Fruchtschuppe nach vorn gerichtet erscheint. Die dieser Stellung der Blätter entsprechende Orientirung der Bündel wird in der einfachsten Weise bewerkstelligt, indem der Centralcylinder sich, wie angegeben, öffnet und allmählich in eine Ebene ausbreitet, oder indem von den drei Bündeln die zwei lateralen, anfangs transversal gestellten (wie wenn sie zu zwei transversalen Vorblättern abgehen sollten) allmählich mit dem Xylem nach aussen sich drehen. Das mittlere Bündel bleibt in seiner Lage, es würde in der normalen radiären Knospe muthmasslich in ein hinteres Blatt abgehen, wird aber in der Fruchtschuppe der Fichte für das umgekehrt orientirte vordere Blatt verwendet.

Dieser Spross hat zwischen den Blättern kein Achsencentrum, keinen Vegetationspunkt, denn was Strasburger in der Fruchtschuppenanlage von *Pinus* dafür nahm, ist das dritte, sterile, mit den beiden fertilen Carpellen congenital verwachsende Blatt.

In den abnormalen Uebergangsgebilden zwischen der Fruchtschuppe und der Knospe, in welche jene übergeht, findet man daher die zwei bis drei Blätter in intermediären Stellungen, als ob sie aus der in der Fruchtschuppe gegebenen Lage verschiedengradig in die der Knospe verdreht wären, besonders das vordere Blatt bei der Fichte manchmal so zusammengelegt, dass die eine Hälfte mit der Oberseite noch gegen das Deckblatt, die andere Hälfte gegen die Knospenachse gekehrt erscheint, dabei auch beide Hälften mit den aufeinanderliegenden Unterseiten vereinigt oder zusammengewachsen. Eichler konnte, da er nur einen gewöhnlichen Spross mit centralem Vegetationspunkt im Auge hatte, die theilweise Verdrehung der Fruchtschuppentheile als Blätter eines Sprosses nicht verstehen, und so erschien ihm meine Schilderung dieser Verdrehungen lächerlich.

Wenn man fragt, welche Ursache eine solche Umbildung eines Sprosses haben kann, so lässt sich leicht einsehen, dass diese Ursache biologischer Art war: ausser der Reduction der Knospe auf wenige Blätter die Anpassung des Sprosses zum ausgiebigen Schutz der Samenanlagen. Diese entspringen auf der Unter- oder Aussenseite der Carpelle; indem nun die Carpelle in eine einzige Schuppe derart verwuchsen, dass sie ihre Unterseiten nach innen gegen die Infloreszenzachse wendeten, konnten sie die Ovula von aussen decken und nach der Befruchtung völlig zwischen sich einschliessen.

Ein Symphyllodium, wie die Fruchtschuppe der Coniferen, sieht äusserlich einem Cladodium, besonders dem von *Ruscus*, sehr ähnlich, ist auch in der Anordnung der Gefässbündel bis zu einem gewissen Grade ähnlich gebaut, unterscheidet sich aber scharf dadurch, dass seine Lamina von verschmolzenen Blättern gebildet wird, die des Cladodiums aber durchaus axil ist; zwischen beiden Laminartheilen besteht also derselbe Gegensatz wie zwischen Achse und Blatt.

Ein bekanntes und fast allgemein anerkanntes Symphyllodium ist noch im vegetativen Gebiete als die Doppelnadel von *Sciadopitys* anzutreffen. Auch das ist ein vegetationspunktloser Spross, auf zwei Blätter reducirt, welche ebenfalls collateral gestellt und mit den hinteren Rändern (wie bei *Larix*) vereinigt sind. Der axilläre Sprosshöcker, aus dem die Doppelnadel erwächst, wird nach Strasburger zunächst schwach zweilappig (gerade wie ein zweispaltiges Blatt); die beiden Läppchen sind die freien Anlagen der beiden collateralen Blätter, welche alsbald mit gemeinsamem Grunde congenital vereint in die Höhe wachsen, als wie ein einfaches, an der Spitze kurz zweispitziges Organ (sowie auch die Fruchtschuppe der Fichte wegen der normalen Verkümmerung des dritten, mittleren Blattes öfter zweispitzig erscheint), welches auch die zwei gegen das Deckblatt gekehrten, nur wenig gegen einander geneigten Gefässbündel erhält, die sich, weil eben zwei einfachste nadelförmige Blätter in ihm enthalten sind, nicht weiter theilen. Die Fruchtschuppe von *Pinus* ist in der ersten Anlage freilich seicht dreilappig, weil noch das mittlere Blatt zu den zwei seitlichen hinzukommt; richtig bemerkte Strasburger: „die beiden Kanten rechts und links schwellen unbedeutend auf, wohl als erste Spur zweier transversalen Blätter." Strasburger hielt aber die Doppelnadel aus dem Grunde nicht für morphologisch gleichwerthig mit der Fruchtschuppe, weil zu beiden Seiten des mittleren Blattes (Vegetationskegels nach seiner Deutung) erst die Ovula (damals noch „Fruchtknoten", resp. Blüthen) entstehen, und dann erst durch „einseitiges hinteres Wachsthum" der Fruchtschuppe die Lamina oder Crista, die er als „Discus" betrachtete, vereint mit dem mittleren Blatt (Kiel und Mucro) sich erhebt. Allein bei *Pinus resinosa* Ait. bildet sich nach Baillon (Adansonia I, Fig. 9, 10, Taf. I) erst die ganze Fruchtschuppencrista und dann erst an deren Grunde beiderseits die Ovula. Hier stimmt die Fruchtschuppe vor Anlage der Ovula auch in ihrer Entwickelung (von dem Mucro abgesehen,

dessen Aequivalent jedoch bei der Lärche, deren Fruchtschuppe sicher nur aus zwei Blättern besteht, fehlt) mit der Doppelnadel überein, wenn sie auch, weil aus zwei breiteren lateralen Schuppenblättern gebildet, breiter und kürzer ausfällt und ihre Gefässbündel darum durch Verzweigung der zwei primären Bündel vermehrt werden. Ausserdem sind ja die untersten oder obersten Fruchtschuppen verschiedener Zapfen öfter steril, dann ist die Uebereinstimmung mit der Doppelnadel, zumal bei *Larix*, noch vollkommener. Die Doppelnadelanlage, die Strasburger auf Fig. 9 Taf. XXVI zeichnet, ist einer noch weniger getheilten Fruchtschuppe aus den Zapfendurchwachsungen von *Larix*, besonders wenn diese, wie öfter, steril ist, sehr ähnlich.

Ob zuerst die Ovula angelegt werden, und dann erst die Crista emporwächst (wie es der Entstehung des äusseren Integuments zukommt, wofür ich den jedem Ovulum zugehörigen Theil der Fruchtschuppe halten muss, worüber aber meine „Gymnospermen" nachzulesen sind), oder ob erst die Crista sich entwickelt, und auf ihrem Grunde die Ovula, das fällt unter das Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung.

Die morphologische Homologie der Fruchtschuppe und der Doppelnadel von *Sciadopitys* ist schon von Mohl erkannt worden. Beide traf auch in der botanischen Literatur dasselbe Schicksal. Masters hielt die Doppelnadel wie die Fruchtschuppe für ein Cladodium, Delpino wieder für steril gewordene verwachsene Placentarlappen ihres Stützblatts (also ein Niederblatt mit zwei laubblattartigen Seitenlappen!!).

3. Sprossglieder. Die dritte Art axillärer Sprosse, welche ihre Bündel gegen das Deckblatt mit dem Xylem orientirt haben, bilden noch einfachere, noch mehr reducirte Sprosse als die Symphyllodien. Es sind Sprosse, die nicht nur auf ein Blatt, sondern auch nur auf ein Stengelglied reducirt sind, zu dem das Blatt terminal ist, weil weitere Stengelglieder oder ein Achsenvegetationspunkt, zu dem das Blatt seitlich sein könnte, gar nicht gebildet wird. Ein solches einfaches Sprossglied sieht wie ein axilläres Blatt aus, es kann aber offenbar ein Spross nicht auf ein blosses Blatt reducirt werden („axilläre Blätter giebt es nicht"), da die Achse nicht ganz schwinden kann und doch wenigstens ein Stengelglied unter dem Blatte da sein muss, welches aber von einem eventuellen Blattstiel nicht zu unterscheiden ist. Unter den Coniferen haben jene Gattungen, die ein einziges, dem Deckblatt

(welches Eichler glaubte mit vollem Rechte als Carpell des Ovulums ansehen zu müssen) mehr oder weniger angewachsenes Ovulum besitzen (wie die Podocarpeen), ihren Blüthenspross auf ein Sprossglied, anscheinend auf ein blosses Ovulum reducirt. Es ist das die äusserste Reduction einer weiblichen Blüthe, die nur bei Coniferen vorkommt und möglich ist, deren (dichlamydes) Ovulum zugleich das ganze Fruchtblatt (Ovularblatt) repräsentirt. Auch *Araucaria* und *Agathis* gehören dahin: die Ligula bei *Araucaria* ist der freie Gipfeltheil der mit dem Deckblatt unterwärts verwachsenen Fruchtschuppe und diese Fruchtschuppe wird, da sie nur ein hemichlamydes Ovulum trägt, zweifelsohne von nur einem Carpell, dem Blatt eines einzelnen Sprossgliedes gebildet, so wie es Van Tieghem irrthümlich für alle Coniferen angenommen hat. Dies bestätigt auch die anatomische Thatsache, dass in der Basis der ganzen Schuppe nur zwei supraponirte Bündel sich vorfinden, ein unteres für das hier mächtige Deckblatt und ein entgegengesetzt orientirtes oberes für die kleinere Fruchtschuppe, welche Bündel sich weiter hinauf collateral, das untere weit reichlicher, verzweigen.

W. C. Worsdell sagt in seiner weiterhin citirten neuesten historischen Studie: „The structure of the female „flower" in Coniferae" in seiner sonst sehr verständnissvollen Besprechung meiner Theorie der weiblichen Coniferenblüthen, dass die Fruchtschuppe der Araucarieen, da sie nur ein Eichen trägt, nur aus dem vorderen invertirten Knospenblatt besteht, indem die beiden Vorblätter gänzlich fehlen (d. h. also doch, ablastirt sind). Dies muss ich, soweit meine eigene Meinung damit ausgedrückt sein soll, berichtigen. Das Sprossglied, auf welches ein solcher Spross reducirt wird, somit auch sein Blatt, ist immer das erste, unterste des normalen Sprosses, hier also eines der zwei lateralen Vorblätter. Es muss aber, da es allein vorhanden ist, als centrumloser Spross mit seiner Oberseite und dem Xylem seiner Bündel gegen das Deckblatt gerichtet sein. Wenn Mohl gegen Van Tieghem's Annahme eines einzigen adossirten Blattes einwendete, dass ein solcher Zweiganfang den Coniferen fremd und vielmehr der mit zwei transversalen Blättern gebräuchlich sei, so dachte er eben, wie auch Van Tieghem selbst, an einen gewöhnlichen mehrgliedrigen Spross, aber hier handelt es sich um einen auf nur ein Sprossglied reducirten Spross, welches Sprossglied dann anders als wie am Grunde eines mehrgliedrigen Sprosses, nämlich gegen das Deckblatt, dessen Product es ist, orientirt sein muss.

Die drei Arten von reducirten axillären Sprossen sind also wenigstens in ihrem flachen oberen Theile (das einzelne Sprossglied durchaus) centrumlose Sprosse, und damit erklärt sich die Verkehrung ihrer Bündel gegen das Bündel oder Bündelsystem des Deckblatts. Dass diese Sprosse, insbesondere die Fruchtschuppe der Coniferenzapfen (ein Symphyllodium), keine Excrescenzen des Deckblatts (resp. der Deckschuppe) sein können, beweist ausser den von Vielen mit Unrecht beargwöhnten oder unrichtig behandelten Anamorphosen in den durchwachsenen Zapfen auch die Anatomie der axilen Basaltheile dieser Sprosse.

Ich hoffe, dass die Botaniker, welche bisher den falschen Placentartheorien bei den Coniferen zugestimmt haben, wenn nicht durch die abnormalen Anamorphosen, so wenigstens durch die klaren und normalen Thatsachen der anatomischen Structur der Fruchtschuppe, die ich hier mitgetheilt habe, sich werden bewogen fühlen, den Gegenstand einer wiederholten Prüfung zu unterziehen, und endlich der Wahrheit die Ehre zu geben. Ein erfreuliches Anzeichen, dass diese von mir seit Langem erkannte und wiederholt von verschiedenen Seiten beleuchtete und begründete Wahrheit nicht ewig verkannt bleibt, ist das kürzliche Erscheinen von W. C. Worsdell's historischer Studie: „The structure of the female „flower“ in Coniferae“ (Annals of Botany, vol. XIV 1900). Der englische Botaniker ist der erste, der mit vollem Verständniss meine Ansichten und Nachweise über die weiblichen Coniferenblüthen bespricht und ihnen im vollsten Maasse gerecht wird. Hoffentlich wird die Schrift viel dazu beitragen, in England und vielleicht auch anderwärts die Nebel zu zerstreuen. Es handelt sich dabei nicht nur um die Fruchtschuppe, sondern noch um vieles andere. Aber vorerst muss der Irrthum der Placentartheorien beseitigt werden, bevor von den Botanikern eine allgemeinere Geneigtheit zum Eingehen auf weiteres Detail zu erwarten ist.

Schliesslich sei noch auf meine Mittheilung: „Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba* L.“ in Oesterr. botan. Zeitschr. 1900, No. 7, 8, sowie auf R. v. Wettstein's Abhandlung: „Ueber die weiblichen Blüthen von *Ginkgo*“ in derselben Zeitschrift 1899 No. 12 hingewiesen, in welchen auch die Anordnung der Gefässbündel des Blüthenstiels in dieser Gattung ausführlicher dargestellt ist.

Figuren-Erklärung.

Tafel X.

Fig. 1. Schematische Diagramme von Achselknospen der Abietineen mit vier Blättern. Die morphologischen Oberseiten der Blätter durch stärkere Linien angedeutet. *l* linkes, *r* rechtes Vorblatt, *v* vorderes, *h* hinteres medianes Knospenblatt, *d* Deckblatt der Knospe. *A* Normale Knospe, *B*, *D* Knospen der Fichte, *l*, *r*, *v* bilden die abnormale Fruchtschuppe, *C* Knospe der Lärche; nur *r* und *l* Bildner der Fruchtschuppe.

Fig. 2. Stück des durchwachsenen Zapfentriebes der Lärche, mit einer fast normalen Achselknospe, nur die Vorblätter etwas fruchtschuppenartig.

Fig. 3—8. Zweitheilige Fruchtschuppen der Lärche, zum Theil mit weiteren Knospenblättern.

Fig. 9—14. Serie von Querschnitten durch die Bündel der Zapfenschuppen von *Pinus cembra*, von der Basis der Schuppen nach aufwärts.

Fig. 15. *Pinus strobus*. Holzskelett des unteren Theils der Fruchtschuppe, blossgelegt.

Fig. 16, 17. Dsgl. Querschnitte der Basis der Schuppen.

Fig. 18—20. Dsgl. Serie dreier Querschnitte eines Bündelsytems.

Fig. 21—25. *Pinus silvestris*. Serie von Querschnitten durch die Bündel der Zapfenschuppe, von der Basis aufwärts.

Tafel XI.

Fig. 26. Durchschnitt der Fruchtschuppe von *Pinus silvestris*.

Fig. 27—30. *Tsuga Douglasii*. Querschnitte des Bündelsystems in der gemeinsamen Schuppenbasis in fortlaufender Serie.

Fig. 31, 32. Dsgl. Querschnitte durch die Fruchtschuppe in verschiedener Höhe.

Fig. 33. *Abies Nordmanniana*. Querschnitt durch die gemeinsame Basis der Zapfenschuppe.

Fig. 34. Dsgl. Querschnitt durch die Fruchtschuppe.

Fig. 35. Aussenfläche des Schildes der Zapfenschuppe von *Cupressus sempervirens*.

Fig 36—44. *Cupressus sempervirens*. Serie von Querschnitten derselben Schuppe von der Basis hinauf.

Fig. 45. Dsgl. Eine andere Fruchtschuppe von unten, nahe unter der Schildoberfläche durchschnitten.

Fig. 46. Dsgl. Querschnitt der vorigen Schuppe, noch dichter unter der Oberfläche des Schildes.

Ueber Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis*.

Von

Hans Winkler.

Mit 3 Holzschnitten.

Es ist durch Untersuchungen verschiedener Forscher[1]) bekannt, dass die Algenfamilie der Siphonaceen sich durch eine aussergewöhnliche Regenerationsfähigkeit und Gestaltsamkeit auszeichnet, sodass sie als ganz besonders geeignet für morphologische Versuche zu bezeichnen ist. Insbesondere ist der Versuch Noll's über die Umkehrung der Polarität bei *Bryopsis muscosa* durch umgekehrte Einstellung zur Richtung der Schwerkraft bekannt geworden; er wird häufig in den allgemeinen Lehrbüchern und Aufsätzen als Beweis für die qualitative Beeinflussung der pflanzlichen Organbildung durch äussere Factoren citirt (so z. B. von Herbst[2]), Hertwig[3]), Goebel[4])). Sein wesentlichstes Resultat ist, dass es Noll gelang, bei *Bryopsis muscosa* „aus der Stammspitze eine Wurzel, aus den Wurzelschläuchen eine Stammspitze zu erzielen." Er erreichte dies dadurch, dass er die isolirten Pflänzchen mit dem

1) Vergl. die ältere Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, 1881, p. 173; ferner Hanstein, Reproduction und Reduction von *Vaucheria*-Zellen in Hanstein's botan. Abhandl. IV, 1880, 2. Heft, p. 46; Schmitz, Beobacht. üb. d. Siphonocladiaceen, Festschr. d. naturf. Gesellsch. Halle 1879, p. 275; Noll, Ueber d. Einfluss der Lage auf d. morphol. Ausbildung einiger Siphoneen, Arb. d. botan. Instituts in Würzburg, III, 4. Heft 1888, p. 466; Klemm, Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen, Flora 1894, Bd. 78, p. 19; Klemm, Ueber *Caulerpa prolifera*, Flora Bd. 77, 1893, p. 460; E. Küster, Ueber Vernarbungs- u. Prolificationsersch. bei Meeresalgen, Flora Bd. 86, 1899, p. 143.

2) Herbst, Bedeutg. d. Reizphysiol. für die Ontogenese. Biolog. Centralbl. XV, 1895, p. 734.

3) O. Hertwig, Zelle und Gewebe, II. Buch, 1898, p. 131.

4) Goebel, Organographie, I. Theil, 1898, p. 221.

Stammscheitel nach unten in den Sand steckte. War die Wachsthumsenergie des Fiedertheiles sehr gross, so krümmte er sich in scharfem Bogen aufwärts und blieb Stamm. In einigen Fällen aber hatte sich die Spitze, ohne weiter Fiedern seitlich abzugliedern, nach abwärts in den Sand hinein verlängert und war innig mit den Sandkörnchen verwachsen, kurz, sie war zum typischen Rhizoid geworden. Umgekehrt war an einigen der invers gestellten Individuen ein Rhizoid nach oben weiter gewachsen und zum Stämmchen geworden.

Als Ursache dieser „Umkehrung der Polarität" fasst Noll die veränderte Lage der Pflanze zur Richtung der Schwerkraftwirkung auf[1]. Da er die Möglichkeit, dass auch andere Ursachen mitwirken könnten, gar nicht in Betracht zieht, so scheint ihm die Beobachtung Berthold's[2] entgangen zu sein, dass Keimpflanzen von *Bryopsis plumosa*, bei schwacher Beleuchtung kultivirt, nur geschlängelte, verzweigte Fäden bildeten, die durchaus den Rhizoiden glichen, sowie dass ältere *Bryopsis*-Pflänzchen, aus dem Freien in schwach beleuchtete Kulturgefässe gebracht, ihre Scheitel direct zu solchen rhizoidartigen Fäden umbilden können. „Das partielle Etiolement", sagt Berthold (l. c., p. 673), „ist also bei den Algen verbunden mit der gradweis eintretenden völligen Unterdrückung der auf höhere Lichtintensitäten gestimmten Organe, wobei in Folge der geringen morphologischen Differenzirung bei veränderten Beleuchtungsbedingungen das eine Organ unmittelbar in ein anderes übergehen kann."

Auch Berthold hat also eine directe Umwandlung von Stammspitzen zu Rhizoiden beobachtet, nur macht er nicht, wie Noll, die Schwerkraft, sondern die Intensität des Lichtes dafür verantwortlich. Bei der wichtigen theoretischen Bedeutung des Noll'schen Experimentes erschien es mir daher wünschenswerth, die Versuche an *Bryopsis* zum Zwecke einer genaueren Analyse der bestimmenden Factoren, von denen Schwerkraft, Licht und Contactwirkungen in Betracht kamen, zu wiederholen.

---

1) Wenn Loeb (Untersuch. z. phys. Morphol. d. Thiere. II. Organbildung u. Wachsthum. Würzburg 1892, p. 19) beim Citiren des Noll'schen Versuches sagt: „Nach Noll ist in diesen Versuchen das Licht der wesentliche, die Organbildung beherrschende Umstand", so begreife ich nicht recht, wie er zu dieser Auffassung kommt, da Noll in seiner Arbeit das Licht als wirkenden Factor für *Bryopsis* an keiner Stelle in Betracht zieht.

2) Berthold, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1882, p. 569.

Ich benutzte dazu einen sechswöchentlichen Aufenthalt an der zoologischen Station zu Neapel in diesem Frühjahre. Leider hatte ich in Folge der Wetterungunst einigermaassen unter Materialmangel zu leiden, so dass es mir nicht möglich war, meine Versuche ganz so weit auszudehnen, als beabsichtigt und wünschenswerth gewesen wäre. Indessen trage ich keine Bedenken, meine Untersuchungen zu veröffentlichen, da sie in allem Wesentlichen doch abgeschlossen sind und geraume Zeit vergehen kann, ehe ich dazu käme, sie weiter zu führen. — Eine angenehme Pflicht ist es mir, dem kgl. württembergischen Kultusministerium für Ueberlassung des Arbeitstisches und den Herren der Neapler Station für die jederzeit bewiesene Liebenswürdigkeit meinen verbindlichsten Dank auch hierdurch auszusprechen.

Natürlich wandte ich zur Kultur dieselbe Methode an, wie Noll. Die Pflänzchen wurden behutsam, um die dichtverschlungenen Rhizoiden nicht zu beschädigen, aus dem Rasen herauspräparirt und theils in inverser, theils zur Controlle in normaler Lage in Glasröhrchen gebracht, und diese senkrecht in Seewasser-Aquarien gesteckt, deren Boden einige Centimeter hoch mit gewaschenem Seesande bedeckt war. Betreffs der allgemeinen Gestaltungsverhältnisse von *Bryopsis* darf ich wohl auf Noll's Beschreibung verweisen.

Zunächst wurde nun der Noll'sche Versuch in folgender Weise wiederholt und variirt: Die Röhrchen mit den darin invers fixirten Algen wurden so tief in den Sand eingebohrt, dass die eine Partie der Versuchspflänzchen mit dem Fiedertheile von Sand umgeben war, die andere dagegen an allen Theilen frei vom Meerwasser umspült wurde. Bei ersteren war also nur der basale, bei den Versuchen nach oben gewandte Theil der Algen dem Lichte ausgesetzt, während letztere in ihrer ganzen Ausdehnung belichtet waren. Von den so behandelten Objecten wurde je ein Theil in der Nähe des Fensters möglichst intensivem Lichte ausgesetzt, wobei indessen Sorge getragen wurde, dass die Sonne nie direct darauf scheinen konnte. Ein zweiter Theil kam in ein im Hintergrunde des Zimmers befindliches Aquarium und damit in diffuses Licht von ziemlich geringer Intensität. Ein dritter Theil wurde ganz verdunkelt. In letzterem Falle wäre es ohne complicirtere Vorrichtungen nicht möglich gewesen, die zum Versuche benutzten Glasschalen immer von fliessendem Wasser durchströmen zu lassen. Wenn aber das Wasser täglich drei Mal erneuert wurde, so hielten

sich die Pflanzen fast ebenso lange frisch, wie in fliessendem Wasser, und ohne dass irgendwie auffällige Störungserscheinungen hervorgetreten wären.

Wir haben also 9 Parallelversuche: 1, 2, 3 zunächst die bei intensivem, schwachem und fehlendem Lichte aufgestellten Controllkulturen, in denen die Pflänzchen in normaler Lage kultivirt wurden. Dann 4, 5, 6, drei daneben aufgestellte Kulturen, worin die Algen in inverser Lage mit dem Fiedertheile nach unten in den Sand gesteckt waren, und endlich 7, 8, 9, worin die Pflanzen ebenfalls umgekehrt waren, aber nirgends mit dem Sande in Contact kamen.

Nach ca. acht Tagen zeigte sich Folgendes: Die Exemplare in 1 waren natürlich normal weitergewachsen; unter denen in 2 waren einige — 6 von 25 —, die sich an der Spitze weiter verlängert hatten, ohne Fiedern zu bilden. Dabei hatte der Zuwachs selbst nicht die glatte, rund röhrenförmige Gestalt des normalen Stämmchens beibehalten, sondern war unregelmässig hin und her gekrümmt, von ungleicher Dicke, kurz, er hatte ganz den Habitus eines Rhizoides angenommen, und auch seine Wachsthumsrichtung war nicht mehr orthotrop, sondern transversal. Dies stimmt gut zu Berthold's oben citirtem Befund.

Die ganz verdunkelten Pflanzen in 3 waren sehr wenig weitergewachsen, was bei der verhältnissmässig geringen Summe von Reservestoffen nicht überraschen kann. Nur bei ganz wenigen Exemplaren hatten sich die Spitze und ein Paar Fiedern um ein kleines Stück verlängert, auch hier war der Zuwachs von rhizoidähnlicher Form und nicht orthotrop. Auch für die ebenfalls im Dunklen gehaltenen Kulturen 6 und 9 gilt, wie ich gleich hier bemerken will, dasselbe. Ueberall war der Zuwachs sehr gering, wo er aber zu constatiren war, hatten die neugebildeten Theile Rhizoidhabitus.

Versuch 4 entspricht völlig dem Noll'schen Experimente. Es zeigten auch mehrere Exemplare sehr schön die von Noll beobachtete Erscheinung der „Umkehrung der Polarität". Die Spitze des Stämmchens und ein grosser Theil der Fiedern war als Rhizoid in den Sand hineingewachsen. Auch das Umgekehrte, die Umwandlung von normalen Rhizoiden zu fiederbildenden orthotropen Stämmchen war hier und da zu beobachten, immer aber nur an solchen Individuen, deren Stammtheil selbst die Umwandlung zu Wurzelschläuchen zeigte. Bei den — übrigens zahlreicheren —

Algen, deren Spitze und Seitenästchen sich einfach im Bogen aufwärts gekrümmt hatten und, ans Licht gelangt, als orthotrope Theile weiterwuchsen, habe ich nie beobachten können, dass Rhizoiden zu Stammspitzen geworden wären. Ich kann gleich hier erwähnen, dass mir die letztere Umwandlung viel leichter, fast mit Sicherheit gelang, wenn ich den ganzen Fiedertheil, statt ihn bloss in Sand zu stecken, eingypste. Der Gyps wurde in einem Schälchen mit Meerwasser angerührt und die Pflänzchen hineingebracht. Dann wurde das Ganze in das Aquarium versenkt, ehe der Gyps völlig erstarrt war, so dass Wassercirculation zu den eingeschlossenen Theilen leicht ermöglicht und doch völlige Wachsthumshemmung erzielt war. So hielten sich die Algen bis 14 Tage lang lebend und frisch. Nach einigen Tagen hatte die Umwandlung eines Rhizoids zum Stämmchen stattgefunden, und der untere frühere Stammtheil starb bald darauf ab.

Aus den Resultaten von Versuch 4 ergiebt sich zunächst nur, dass sich in der That, wie Noll gefunden hat, die Polarität von *Bryopsis* umkehren lässt, um diesen, wie wir später sehen werden, wohl nicht ganz zutreffenden Ausdruck der Kürze wegen zu gebrauchen. Aber es bleibt noch ganz und gar unentschieden, ob es die inverse Lage, oder der Lichtmangel, oder der Contact mit dem Sande ist, der den Fiedertheil veranlasst, als Rhizoid weiter zu wachsen, und ob es umgekehrt Wirkung des reichlichen Lichtgenusses oder des mangelnden Contactes oder der inversen Lage ist, wenn das Rhizoid zum Stämmchen wird.

Uebereinstimmnnde Resultate gab Kultur 5. Auch hier war bei einem Theile der Versuchspflanzen die Stammspitze zum Rhizoid geworden, nie aber trat die umgekehrte Metamorphose ein. Auch von den anderen Individuen, deren Stammspitze sich aufwärts gekrümmt hatte, wuchsen einige, als sie über den Sand herausgekommen waren, nicht als Stämmchen weiter, sondern in unbestimmter Lage gegen den Horizont mit rhizoidähnlichem Habitus. Trotz inverser Stellung war also bei wenig intensiver Belichtung kein einziger Wurzelschlauch zum Stämmchen geworden. Andererseits waren Stämmchen auch nach der Zurückkrümmung in normale Lage als Rhizoiden weitergewachsen. Schon dies spricht mit einiger Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Lichtintensität ein sehr wesentlicher Factor bei der Umbildung ist. Es wurde oben erwähnt, dass die Metamorphose von Wurzel zu Stämmchen viel leichter zu erzielen ist, wenn der Fiedertheil durch Eingypsen am

Wachsen verhindert wird. Bei den in Versuch 5 herrschenden Beleuchtungsverhältnissen war aber auch so die erwähnte Umwandlung nicht zu constatiren. Die Rhizoiden wuchsen wohl weiter, ohne aber ihren morphologischen Charakter zu ändern.

In den Versuchen 7 und 8 waren die Pflänzchen, wie erwähnt, in inverser Lage befestigt, aber überall gleich belichtet und nirgends in unmittelbarem Contact mit Sand. War also thatsächlich, wie Noll annahm, die Schwerkraft der bewirkende Factor, so mussten die Kulturen 7 und 8 trotz der geänderten Licht- und Contactverhältnisse dieselben Ergebnisse liefern als 4 und 5, und es mussten auch die Resultate von 7 und 8 trotz der verschiedenen dabei benutzten Lichtintensität unter sich gleich sein. Beides aber war nicht der Fall. Bei keinem Exemplare aus Kultur 7 — und derselbe Versuch wurde mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt — hatte eine Umkehrung der Polarität stattgefunden. Die nach unten gewandten Spitzen der Stämmchen und Fiedern hatten sich ausnahmslos nach oben gekrümmt und wuchsen orthotrop weiter. Allerdings war dabei bemerkenswerth, dass das Stämmchen, so lange es nicht die normale Verticallage wieder erreicht hatte, keine Fiedern bildete. Es war vielmehr ebenso wie die bogig gekrümmten Seitenäste stellenweise abnorm angeschwollen, an anderen Stellen abnorm dünn, hatte jedenfalls ein unnormales Aeussere. Die Rhizoiden waren in der Mehrzahl sehr wenig, zum Theil nach abwärts gekrümmt, weitergewachsen, in drei Fällen aber (von 45) war je eines orthotrop geworden und wuchs genau nach oben fort, allerdings bis zum Ende des Versuches ohne Andeutung von Fiederbildung, aber sonst glatt, rund und chlorophyllreich wie junge Stämmchen. — In Kultur 8 dagegen, also in wenig hellem Lichte, waren die Spitzen und Fiedern aller Pflanzen ohne jede Seitenastbildung vertical nach abwärts weitergewachsen, sie waren zu Rhizoiden geworden. Nie dagegen fand sich hier die Umbildung von Wurzelschläuchen zu Stammspitzen.

Mit ziemlicher Sicherheit geht schon aus dieser Versuchsreihe hervor, dass die inverse Lage nicht die Ursache der Umbildung von Stammspitzen zu Rhizoiden und umgekehrt sein kann. Denn die Versuche 4, 5, 7, 8, bei denen die Pflänzchen alle in inverser Lage, aber unter sonst verschiedenen Bedingungen kultivirt wurden, ergaben verschiedene Resultate. Beweisend wurde der folgende Versuch 10, in dem es gelang, die Umkehrung der Polarität zu erreichen auch bei normaler Lage der Versuchspflanzen durch

Aenderung der Lichtverhältnisse. Die Algen wurden zu diesem Zwecke mit dem Fiedertheil in Stanniolröhrchen gesteckt von ca. 4—5 mm Lichtweite. Die Hülle wurde an beiden Enden lichtdicht geschlossen und am einen Ende, um die Wassercirculation zu erleichtern, mit einer feinen Nadel mehrmals durchstochen (die durch diese Löcher eindringenden Lichtmengen sind so minimal, dass sie als Fehlerquelle nicht in Betracht kommen). Dann wurden die Röhrchen bei guter Belichtung so im Aquarium aufgehängt, dass die Versuchsobjecte in normaler Lage zur Schwerkraftrichtung vegetirten. Schon nach kurzer Zeit zeigte sich der erwartete Erfolg. Die Spitzen und viele Fiedern der Pflänzchen waren, theilweise nach unten gerichtet, zu Rizoiden geworden, und bei 6 von 40 Exemplaren hatte sich je eins der belichteten Rhizoiden erhoben und Stämmchenform angenommen, allerdings bis zu Ende des Versuchs ohne Beginn der Fiederbildung. Genau dasselbe Resultat ergab sich, wenn die Algen bei sonst derselben Versuchsanordnung invers aufgehängt wurden. Keine Spitze oder Fieder hatte sich nach aufwärts gekrümmt, alle wuchsen als Rhizoiden nach unten, und 3 von 30 Individuen zeigten die Metamorphose von Rhizoiden zu Stammspitzen.

Bemerkenswerth ist bei diesen Versuchen mit partieller Verdunkelung noch eine Erscheinung, auf die wir später noch zu sprechen kommen werden. Es wandern nämlich die Chlorophyllkörner, deren Anzahl normaler Weise im Stämmchentheil viel beträchtlicher ist, als in den Wurzelschläuchen, während des Versuches aus den verdunkelten Stellen aus nach den belichteten hin, sodass nach Beendigung des Versuches letztere die relativ chlorophyllreichsten sind, gleichviel, ob sie vorher Wurzeln oder Stämmchen resp. Fiedern waren.

War Versuch 10 angestellt worden, um zu beweisen, dass auch ohne Lagenänderung eine Umkehrung der Polarität erzielbar sei, so sollte durch Versuch 11 ergänzend gezeigt werden, dass auch trotz veränderter Einstellung zur Schwerkraftrichtung die Umkehrung ausnahmslos unterbleiben kann. Wieder wurden die Objecte zum Theil mit einer Stanniolhülle umgeben, diesmal aber an dem basalen Theil, sodass der Stammtheil aus dem Röhrchen heraussah. Dies wurde dann invers aufgehängt. Hier wurde keine Stammspitze zum Rhizoid, alle krümmten sich im Bogen empor und schritten nach Erreichung der Normallage wieder zur Fiederbildung. Die Wurzeln selbst blieben ebenfalls, was sie waren.

Aus allen diesen Experimenten geht mit Sicherheit hervor, dass die inverse Lage nicht Ursache der zu beobachtenden Polaritätsumkehrung sein kann. Es soll damit übrigens keineswegs jeder gestaltende Einfluss der Schwerkraft geleugnet werden. Zunächst ist ein solcher auf den Ort der Rhizoidenbildung unverkennbar. Noll fand schon (l. c., p. 469 und Fig. *B*, *w w*), dass ein Theil der Fiedern an den umgekehrten Pflanzen nach unten negativ heliotropische Ausstülpungen getrieben hatte, die hier und da zu Wurzelschläuchen auswuchsen. Dasselbe war auch bei den ganz dem Lichte ausgesetzten Kulturen geschehen, nur kam es hier viel seltener vor, dass eine dieser Aussackungen zum Rhizoid auswuchs. Auch auf die seitliche Verzweigung der Stämmchen scheint die Schwerkraft Einfluss zu haben. Wenigstens deutet der Befund darauf hin, dass alle in inverse Lage gebrachten Algen, deren Spitzen sich orthotrop in die normale Stellung zurückkrümmten, so lange keine Seitenfiedern abgliederten, als sie ihre ursprüngliche Lage noch nicht erreicht hatten. Vielleicht ist ein Stämmchen von *Bryopsis* nur fähig, sich regelmässig zu verzweigen, wenn es mit der Spitze vom Erdmittelpunkte weg wächst.

Ebensowenig wie die Schwerkraft kann das Vorhandensein oder Fehlen von Contact mit festen Körpern für die Qualitätsänderung der Stamm- resp. Wurzelspitzen verantwortlich gemacht werden. Das geht unmittelbar aus Versuch 10 hervor. Auch ohne Contact, lediglich durch Lichtentziehung, konnten die Stämmchen und Fiedern zu Wurzeln umgewandelt werden. Den entsprechenden Versuch, Contactreiz allein ohne Ausschluss des Lichtes wirken zu lassen, etwa dadurch, dass die Pflanze mit dem Fiedertheile allein in durchsichtiges körniges Glaspulver gesteckt wird, habe ich nicht ausgeführt. Ebensowenig den Versuch, den Wurzeltheil allein in Glassand zu bringen, um zu entscheiden, ob unter dem so ermöglichten Einflusse des Lichtes trotz des Contactreizes die Umwandlung von Rhizoiden zu Stammspitzen vor sich geht. Es ist daher keineswegs als ausgeschlossen anzusehen, dass Berührungsreiz allein hinreicht, die Umbildung von Stämmchen zu Wurzeln auszulösen[1]), oder dass umgekehrt mangelnder Contact an und für sich für die Rhizoiden Veranlassung werden kann, orthotrop zu

1) O. Borge (Ueber die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894) giebt an, dass verschiedene Algen (*Spirogyra*, *Mougeotia*, Keimlinge von *Vaucheria clavata*) durch Contactreiz allein zur Rhizoidbildung ver-

werden. Noll erwähnt (l. c., p. 467), dass Stämmchen und Blätter gegen Berührungsreiz unempfindlich seien, ohne aber entsprechende Versuche zu beschreiben. Unser Versuch 10 beweist nur, dass mangelnder oder vorhandener Berührungsreiz für die Metamorphose nicht nothwendig ist.

Die eben beschriebenen Versuche wurden noch dahin variirt, dass isolirte Pflänzchen von *Bryopsis muscosa* horinzontal so, dass die Verzweigungsebene vertical stand, gelegt wurden, und zwar erstens (Versuch 12) derart, dass die eine untere Hälfte der Fiedern in den Sand gesteckt wurde, während die andere frei ins Wasser herausragte (siehe Fig.) und zweitens derart, dass die ganze Pflanze



Figur 1.

dem Lichte ausgesetzt war. Dies wurde dadurch erreicht, dass die einzelnen Pflänzchen zwischen zwei durch Gummiringe aneinandergepresste Objectträger fixirt wurden, die durch dazwischengeklemmte Holzsplitter gerade soweit auseinandergehalten wurden, dass die Pflänzchen, ohne irgendwie gepresst zu werden, dazwischen Platz fanden (Versuch 13). Die Resultate entsprachen den Erwartungen. In Versuch 12 hatte sich ein grosser Theil der unteren Fiedern direct zu Wurzelschläuchen umgebildet. Die Spitze war Stamm geblieben, hatte sich im Bogen scharf nach aufwärts gekrümmt und nahm nach Erreichung der normalen Lage die Fiederbildung wieder auf. Bei einigen Exemplaren hatten sich auch eine oder mehrere der oberen Fiedern erhoben und begonnen, Anfänge von Seitenastbildung zu zeigen. Entsprechend verhielten sich die Rhizoiden. Soweit sie im Sande steckten, waren sie natürlich ausnahmslos als Wurzeln weitergewachsen. Von den darüber hinausragenden aber hatten sich einige wenige zu Stämmchen umgewandelt.

Anders bei Versuch 13. Hier hatten sich in allen Fällen Spitze und Fiedern nach aufwärts gekrümmt, wieder unter Bildung

---

anlasst werden können. Und nach F. Brand (*Cladophora*-Studien, Botan. Centralbl., Bd. 79, 1899, p. 213) bildet *Cladophora profunda* apicale Rhizoiden „ausschliesslich“ (?) „im Contacte mit Steinkohlenschlacken, mit welchen die Dampfschiffe ihre Standorte oft reichlich versorgen.“

der charakteristischen Wurzelausstülpungen an der Unterseite, und waren ohne Ausnahme orthotrop geblieben. Auch hier übrigens wiesen einige der oberen und unteren Fiedern nach Erreichung der Verticallage beginnende Seitenastbildung auf. Hier und da hatte auch die Umbildung von Rhizoiden zu Stammspitzen stattgefunden.

Wieder also ergiebt es sich, dass das Licht der die Qualität der Organe bestimmende Factor ist. Ausserdem aber deutet der Befund, dass nicht nur die wagerecht gelegte Stammspitze, sondern auch einige der Fiedern nach der Lageänderung selbst zur Seitenastbildung schritten, wieder auf einen gewissen Einfluss der Schwerkraft hin. Denn geändert ist für die aus dem Sand herausragenden Fiedern in Versuch 12 gegenüber normal vegetirenden nur die Lage zur Schwerkraftrichtung, Licht und Contactverhältnisse sind die gleichen. Und bei normalen Pflanzen ist niemals zu constatiren, dass so junge Fiedern schon ihrerseits Fiedern 2. Ordnung abgliederten.

Die abermalige Umkehrung der zu den Versuchen benutzten Pflanzen gelang mir nicht. Doch ist es sicher, dass sie — theoretisch — an derselben Pflanze beliebig oft wiederholt werden kann.

Uebereinstimmend ergeben also alle unsere Versuche, dass sich bei *Bryopsis* thatsächlich, wie Noll gefunden hat, die Polarität umkehren lässt. Der dies bewirkende Factor ist aber nicht die Schwerkraft oder Contactreize, sondern die Intensität des Lichtes. Wird eine wachsende Stammspitze oder Wurzel unserer Pflanze von intensivem Lichte getroffen, so wächst sie orthotrop als Stämmchen weiter, ist das Licht dagegen nur schwach, positiv geotropisch als Rhizoid. Wir können also hier direct durch Regulirung der Lichtintensität die Qualität des Vegetationspunktes beeinflussen.

Es schien mir nun von Interesse zu sein, das Verhalten eines solchen durch äussere Factoren qualitativ leicht beeinflussbaren Organismus bei der Regeneration zu prüfen. Bekanntlich ist bei der normalen Regeneration das regenerirte Organ stets dem verlorenen typisch geleich. D. h., wird einer Wurzel z. B. der Vegetationspunkt in geeigneter Weise abgeschnitten, so wird ein Wurzelvegetationspunkt neugebildet, und nicht etwa der einer Blüthe. Und wird einem Triton das rechte Hinterbein genommen, so wird

wieder ein rechtes Hinterbein regenerirt und nicht etwa eine Hand. Durch Loeb's[1]) interessante Untersuchungen wissen wir aber, dass es auch Ausnahmen von dieser Regel giebt, dass es bei manchen Thieren möglich ist, an Stelle eines verlorenen Organes unter mehr oder weniger weitgehender Abhängigkeit von äusseren Factoren ein typisch anderes, der Form und den Lebenserscheinungen nach vom verlorenen verschiedenes Organ wachsen zu lassen. Loeb nannte diese Erscheinung Heteromorphose. So gelang es ihm beispielsweise bei *Tubularia mesembryanthemum*, einem Hydroidpolypen, Individuen mit zwei Köpfen dadurch zu erhalten, dass er aus dem Stamm ein nicht zu kleines Stück herausschnitt und beide Enden allseitig von Wasser umspülen liess. Von der apicalen und der basalen Schnittfläche aus wird dann ein Polyp regenerirt. Die feineren Vorgänge bei dieser Reparation wurden dann von Miss Bickford[2]) und Driesch[3]) genau analysirt. Seitdem sind noch eine Reihe von Thierformen auf ihre Befähigung zur Heteromorphose untersucht worden, mit positivem Erfolge aber meines Wissens nur durch van Duyne[4]) Planarien. Ferner gelang es Herbst[5]), an Stelle abgeschnittener Augen bei Krebsen die Bildung antennenähnlicher Organe zu veranlassen. Vielleicht gehört auch *Hydra viridis* hierher, einige Resultate Wetzels[6]) lassen darauf schliessen; indessen fand Herbert W. Rand[7]) bei seinen ad hoc angestellten Versuchen an *Hydra viridis* keine Heteromorphose ausser einem zweifelhaften Fall. Dagegen wurde für andere Thiere, z. B. von Morgan[8]) für Würmer *(Allolobophora*

1) J. Loeb, Untersuchungen zur physiolog. Morphologie der Thiere, I und II. Würzburg 1891 u. 1892.

2) E. Bickford, Notes on Regen. and Heteromorph. of Tubularian Hydroids. Journ. Morph., Bd. IX, 1894, p. 417.

3) Driesch, Vierteljahrsschr. d. Nat. Ges. Zürich, XVI, 1896, p. 425; Arch. f. Entw.-Mech. III, 1896, p. 389; IX, 1899, p. 103.

4) J. van Duyne, Ueber Heteromorphose bei Planarien. Pflüger's Archiv, Bd. 64, 1896, p. 569. Vergl. dazu Morgan's Fig. 36 in Arch. f. Entw.-Mech. VII, 1898, p. 364.

5) C. Herbst, Ueber die Regeneration von antennenähnl. Organen an Stelle v. Augen I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1896, p. 544.

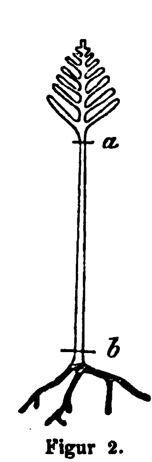
6) G. Wetzel, Transplantationsversuche mit *Hydra* Zeitschr. f. mikr. Anatomie Bd. 52, 1898, p. 83.

7) Herbert W. Rand, The Regulation of Graft Abnormal. in Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. IX, 1899, p. 161.

8) Morgan, Regeneration in *Allolobophora foetida*. Arch f. Entw.-Mech. V, 1897, p. 570.

foetida) die Unfähigkeit zur Heteromorphose festgestellt. Diesen wenigen Beispielen von Befähigung zur Heteromorphose aus dem Thierreiche können wir nun auf Grund der im Folgenden zu beschreibenden Versuche *Bryopsis* unmittelbar anreihen.

Was zunächst die normale Regeneration betrifft, so war sie sehr leicht und sicher zu constatiren. Wurden Pflänzchen, denen der Fiedertheil weggeschnitten worden war (bei *a* in Fig. 2), bei guter Beleuchtung vertical mit dem Wurzeltheil in Sand gesteckt, so zeigte es sich schon nach wenig Tagen, dass die Spitze weiter wuchs, bald begann die seitliche Verzweigung, und nach einiger Zeit war die regenerirte Pflanze nicht von einer normalen zu unterscheiden. Genau so verhielten sich Objecte, die unter gleichen Bedingungen, aber in inverser Lage kultivirt wurden. Ebenso gelang es sehr leicht, den (bei *b* in Fig. 2) abgeschnittenen Wurzeltheil regeneriren zu lassen, wenn das Pflänzchen mit dem basalen Ende in Sand gesteckt oder in inverser Lage bei *b* in ein Stanniolröhrchen eingebracht wurde.



Figur 2.

Nun aber wurde der folgende Versuch (14) angestellt. Wieder wurde bei *b* der basale Theil entfernt, dann aber das ganze Pflänzchen umgekehrt und mit dem unverletzten Fiedertheile in Sand gesteckt, so dass das Stämmchen allein, mit der unteren Schnittfläche nach oben gerichtet, der Wirkung intensiver Belichtung ausgesetzt war.

Nach ca. acht Tagen hatten sich bei der Mehrzahl der Individuen Spitze und Fiedern unter Beibehaltung ihrer morphologischen Natur nach oben aus dem Sand herausgekrümmt. Von Regeneration am basalen Ende *b* war in diesem Falle überhaupt nichts zu bemerken, höchstens war eine kleine geradlinige Verlängerung eingetreten. Bei einigen der Versuchsobjecte aber (6 von 30) hatte die theilweise Umwandlung des Fiedertheiles in Rhizoiden stattgefunden, und bei einem Exemplar dieser 6 hatte sich die basale Schnittfläche *b* stark nach oben verlängert und begann Fiedern abzugliedern. Der Versuch wurde sofort wiederholt, aber es wurde das Stämmchen nicht in Sand gesteckt, sondern eingegypst, um völlige Wachsthumshemmung der Spitze zu erzielen. Bei 17 von 30 Individuen fand Regeneration statt — die anderen starben ab, ohne irgend etwas neu gebildet zu haben —, und zwar wurde von der basalen Schnittfläche aus ein Fiedertheil regenerirt.

Leichter gelang das umgekehrte Experiment (Versuch 15). Der Stammtheil wurde (bei *a* in Fig. 2) abgeschnitten, und die Pflanze mit dem apicalen Ende in Sand gesteckt. 24 von 30 Versuchsobjecten regenerirten von *a* aus Rhizoiden, und bei 6 von den 24 war je eine der belichteten ursprünglichen Wurzeln orthotrop geworden.

Irgend ein angeschnittener Stammtheil von *Bryopsis* bildet also, gleichviel ob das basale oder das apicale Ende abgeschnitten wurde, dem Lichte ausgesetzt einen Fiedertheil, verdunkelt dagegen Rhizoiden. Was wird nun geschehen, wenn beide Spitzentheile entfernt werden und das herausgelöste Stück *a-b* (Fig. 2) überall gleicher Lichtintensität ausgesetzt wird? Um dies zu entscheiden, wurden von ca. 50 besonders kräftigen und gleichmässig grün gefärbten *Bryopsis*-Individuen möglichst lange Stücke der Hauptachse herausgeschnitten (Versuch 16). Um den nicht ganz klargestellten Einfluss, den, wie wir gesehen haben, die Schwerkraft auf den Ort der Rhizoidenbildung und auch auf die Fiederbildung (s. Versuch 13) hat, auszuschliessen, brachte ich die Stämmchentheile in ein mittelgrosses Glasgefäss und sorgte dafür, dass das Wasser darin durch einen ziemlich kräftigen immer laufenden Wasserstrahl in wirbelnder Bewegung gehalten wurde. Die Versuchsobjecte wurden mit herumgewirbelt, und eine einsinnige Inductionswirkung der Schwerkraft war so gut wie ausgeschlossen. Das ganze Gefäss war oben mit feiner Gaze zugebunden, damit die Algen nicht herausgeschwemmt werden konnten. Nach 14 Tagen wurde der Versuch abgebrochen. Ein Theil der Objecte war zu Grunde gegangen, ein Theil war nur an einem Ende ausgewachsen und hatte hier einen Stammtheil regenerirt, 12 Stück aber hatten sich nach beiden Seiten verlängert, und an beiden Seiten war ein Fiedertheil neugebildet worden. Ausnahmslos war dabei zu beobachten, dass der Fiedertheil an dem einen Ende, offenbar dem früher apicalen, erheblich grösser war und beträchtlich früher Wachsthum und seitliche Verzweigung aufwies als der andere.



Figur 3.

Der Versuch wurde wiederholt, aber ohne Ausschluss der Schwerkraftwirkung (Versuch 17). Das Resultat war natürlich im Wesentlichen dasselbe. Wo an beiden Schnittflächen Wachsthum stattgefunden hatte, waren orthotrope Fiedertheile gebildet worden. An der Unterseite zeigten sich hier noch die bekannten Rhizoid-Ausstülpungen (Fig. 3).

Natürlich lassen es diese Ergebnisse als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass man in entsprechender Weise isolirte Stammstücke veranlassen kann, aus beiden Schnittflächen Rhizoiden hervor zu treiben, wenn beide Enden sehr wenig intensivem Lichte oder der Dunkelheit ausgesetzt werden. Meine dahingehenden Versuche hatten aber bisher keinen Erfolg, sei es, dass ich die ganzen Versuchsstücke verdunkelte, oder nur schwachem Licht den Zutritt zu ihnen verstattete, oder das obere und untere Ende in Stanniolhüllen einführte, sodass das Mittelstück allein beleuchtet war. Aber es unterliegt keinem Zweifel, dass der Versuch mit besserem Material gelingen wird.

Isolirte Seitenäste zur Regeneration des ganzen Pflänzchens zu bringen, gelang bisher noch nicht. Jedenfalls verhalten sie sich in dieser Beziehung wie das Hauptstämmchen.

Genau ebenso wie unsere Bryopsis verhält sich nun nach Loeb's Versuchen *Tubularia mesembryanthemum.* Dies ist ein Hydroidpolyp, der mit dem einen Ende vermittelst rhizoidähnlicher Ausläufer am Substrate festhaftet, am andern ein Polypenköpfchen trägt. Schneidet man aus dem Stamm ein nicht zu kleines Stück heraus, und steckt es bis zur Hälfte in Sand, so bildet das frei vom Wasser umspülte Ende ein neues Köpfchen, gleichviel ob es die apicale oder basale Schnittfläche ist. Entsprechend wächst die andere Wundfläche zum Haftorgan aus. Lässt man beide Enden allseitig vom Wasser umspülen, so bildet sich an jedem ein Kopf (s. Loeb's Fig. 1 in Heft I), und zwar bildet sich am oralen Ende des herausgeschnittenen Stückes der Kopf etwas schneller als am aboralen. Aber auch diese kleine Verschiedenheit im Verhalten der beiden Enden konnte Driesch[1]) dadurch zum Verschwinden bringen, dass er dasselbe Stück nochmals zu dem Versuche benutzte. Schon beim zweiten Male war kein Unterschied zwischen den beiden Enden mehr zu constatiren. Bei einem anderen Hydroidpolypen, *Antennularia antennina*, dessen ganze Gestaltung schon auffällig an unsere *Bryopsis* erinnert (vergl. Loeb's Fig. 1 der Taf. I in Heft II), gelang es Loeb auch (l. c. II, p 4) durch passende Einstellung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde „gewisse Organe zu zwingen, ihr Wachsthum einzustellen und als andere Organe weiter zu wachsen, ohne dass man nöthig hätte,

1) Driesch, Von den regulator. Wachsthums- u. Differenzirungsfähigkeiten der *Tubularia*. Arch. f. Entw.-Mech. V, 1897, p. 389.

sie zu verletzen oder auch nur zu berühren." Wie unser Versuch 12 ergiebt, ist genau das Gleiche bei *Bryopsis* erreichbar, nur ist hier nicht die veränderte Einstellung zur Schwerkraftrichtung, sondern die veränderte Lichtintensität das Verursachende.

Die Regenerationserscheinungen, wie sie bei Pflanzen gewöhnlich zu beobachten sind, werden besonders von zoologischer Seite oft in directe Parallele zu den Erscheinungen der Heteromorphose gebracht. Loeb selbst beginnt seine Untersuchungen mit den folgenden Sätzen (l. c. I, p. 5): „Bei einer Reihe von Tieren wird, wenn ein Organ verloren gegangen ist, an der Stelle dieses Organs ein neues gebildet. Man hat es bisher in der Thierphysiologie immer für selbstverständlich gehalten, dass das neugebildete Organ dem verlorenen nach Form und Lebenserscheinungen gleich sein müsse. Die Erfahrungen der Botaniker aber zeigen, dass das für die Pflanzen nicht der Fall ist." Aber das ist wohl nicht richtig. Mir ist aus der botanischen Literatur kein Fall bekannt, dass bei irgend einer Pflanze an Stelle eines verlorenen Organes ein anderes, morphologisch ungleichwerthiges regenerirt würde. Allerdings ist bekanntlich bei Pflanzen das Ersatzorgan dem eingebüssten nur sehr selten völlig gleich (der Form nach), während dies bei thierischen Objecten die Regel ist. Immerhin sind verschiedene Fälle davon auch bei Pflanzen bekannt. So soll nach K. Müllers[1]) (allerdings sehr der Bestätigung bedürftigen) Angabe bei verletzten Moosblättern Regeneration der Blattspreite stattfinden. Regenerationsfähig ist nach Ciesielski[2]), Prantl[3]), Lopriore[4]) ferner die Wurzelspitze der Phanerogamen, und nach Leo Peters[5]) wird von *Helianthus*-Pflänzchen, deren Scheitel eine gewisse Zeit vor Anlage des Blüthenköpfchens längsgespalten wurde, aus dem Callus der Stammspitze der halbe Vegetationspunkt zu einem völlig

1) K. Müller, Z. Kenntniss d. Reorganisation im Pflanzenreiche. Botan Ztg. Bd. XIV, 1856, p. 200.

2) Th. Ciesielski, Unters. über die Abwärtskrümmungen d. Wurzel. Cohn's Beitr. z. Biol. d Pflanzen, Bd. I, 1872, p. 21.

3) K. Prantl, Unters. üb. d. Regener. d. Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. d. Würzburg. Institutes, Bd. I, 1874, p. 546.

4) Lopriore, Ueb. d. Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta Ac. Leop. Carol., Bd. 66.

5) Leo Peters, Beitr. z. Kenntniss d. Wundheilung bei *Helianthus annuus* L. u. *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc. Inaug.-Diss. Göttingen 1897, p. 109.

normalen ganzen ergänzt. Auch Farnprothallien regeneriren sich nach Längsspaltung wenigstens in ihrem vorderen Theile zu ihrer ursprünglichen Form (Goebel)[1]), und Correns[2]) beobachtete echte Regeneration verletzter Brutkörper bei *Drepanophyllum* und *Eriopus*. Regeneration der Blattspreite fand Hildebrand[3]) bei den Primärblättern von *Cyclamen africanum* u. *C. persicum*, und Raciborski[4]) bei der Blattspitze einer javanischen Asclepiadee. Nehmen wir noch die Beobachtungen von Tittmann[5]) über den Ersatz verschiedener Gewebeformen hinzu, so dürften damit im Wesentlichen die Fälle echter Regeneration bei Pflanzen erschöpft sein.

Im Uebrigen verläuft bei Pflanzen der Ersatz verlorener Organe anders. Das hinweggeschnittene Stück wird nicht einfach wiedergebildet, sondern durch eine Neubildung vermittelt. Diese Neubildung ist nun zwar dem verlorenen Theile nicht absolut gleich, wie etwa das regenerirte Bein des Triton dem amputirten, aber trotzdem sind diese Fälle doch nicht zur Heteromorphose zu rechnen. Das Wesen dieser besteht ja nach Loeb's eigener Definition darin, dass der Ersatz dem Verlorenen an Form und Lebenserscheinungen ungleich ist. Wenn aber bei einer Pflanze ein verlorenes Organ durch eine Neubildung ersetzt wird, so ist diese dem eingebüssten Theile, wenn sie ihm auch nicht absolut gleich ist, doch stets nach allen bisherigen Beobachtungen morphologisch gleichwerthig und gleich in den Lebenserscheinungen. Es würde z. B. eine echte Heteromorphose im Sinne der Loeb'schen Definition sein, wenn es gelänge, eine in geeigneter Weise decapitirte Wurzel etwa durch inverse Lage und Belichtung dazu zu veranlassen, anstatt eines Wurzelvegetationspunktes einen Stammvegetationspunkt zu regeneriren. Wenn aber ein aller seiner Vegetationspunkte beraubter bewurzelter Stengel an irgend einer Stelle einen neuen Spross bildet, so ist dies deshalb keine Heteromorphose, weil das an Stelle des verlorenen neuentstandene Organ kein typisch anderes ist, sondern nur der Form nach unwesentlich verschieden, den Lebenserscheinungen nach aber gleich ist. Und wenn ein

---

1) Goebel, Organographie, I. Theil, 1898, p. 37.

2) C. Correns, Unters. üb d. Vermehrung d. Laubmoose. Jena 1899, p. 58 u. 236.

3) F. Hildebrand, Die Gattung *Cyclamen*. Jena 1898. Citirt nach d. Ref. von Goebel in Flora Bd. 85, 1898, p. 153.

4) M. Raciborski, Ueber d. Vorläuferspitze. Flora Bd. 87, 1900, p. 10.

5) Tittmann, Beobacht. über Bildung u. Regener. d. Periderms, d. Epidermis, d. Wachsüberzuges u. d. Cuticula einiger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 116. — Vergl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. II, 1881, p. 174.

Weidensteckling an seinem unteren in die Erde gesteckten Ende Wurzeln producirt, so ist dies nicht, wie Delage[1]) will, eine echte Heteromorphose, sondern nur Regeneration. Denn was dem Steckling fehlt, und was er demnach zu ersetzen hat, sind Wurzeln, und es wäre vielmehr Heteromorphose, wenn er anstatt der Wurzeln auch am unteren Ende Stammknospen erzeugen würde, weil dann an Stelle der verlorenen Theile typisch andere gebildet würden. Bei *Bryopsis* dagegen gelingt es, wie unsere Versuche ergeben haben, an Stelle des abgeschnittenen Stammtheiles typisch andere Organe, nämlich Rhizoiden, hervorwachsen zu lassen und umgekehrt. Sie reiht sich daher als erste Pflanze den wenigen Thieren an, die bisher als zur Heteromorphose befähigt erkannt wurden.

Zweifellos werden auch noch andere Pflanzen gefunden werden, denen die Fähigkeit zur Heteromorphose zukommt. Aber von vornherein wird man das nur bei solchen erwarten dürfen, bei denen sich auch die normale Organbildung in so weitgehendem Maasse beherrschen lässt. Dies führt uns auf die Polaritätsfrage zurück. Wir haben gesehen, dass man bei *Bryopsis* jede wachsende Spitze, gleichgiltig, ob es Stamm- oder Wurzelspitze ist, und jede Schnittfläche durch das Stämmchen, gleichgiltig, ob sie apical oder basal ist, lediglich durch Regulirung der Lichtintensität veranlassen kann, als Stämmchen oder als Rhizoid weiter zu wachsen. Für die beiden Enden ein und desselben Individuums gilt dasselbe: gleichen Bedingungen ausgesetzt, verhalten sie sich gleich.

Unter diesen Umständen kann meines Erachtens von einer inhärenten, erblichen Polarität, und demgemäss auch von einer Umkehrung der Polarität, bei *Bryopsis* gar keine Rede sein. Wenn bei normalen Exemplaren die Achse an beiden Enden verschieden ausgebildet ist, so beruht dies einfach darauf, dass die beiden Spitzen von Anfang an unter ungleichen Lichtbedingungen wuchsen. Man kann ohne Weiteres annehmen, dass von einer keimenden Zygote dasjenige Ende zum Stämmchenvegetationspunkt wird, das dem intensiveren Lichte ausgesetzt ist. Und wenn durch irgend einen Eingriff von aussen eine Fieder oder ein Stammtheil isolirt werden, so wird, vorausgesetzt, dass das Stück überhaupt gross genug ist, um zur Regeneration befähigt zu sein, wiederum dasjenige Ende zur Stammspitze werden, das intensiveres Licht hat, gleichgiltig, ob es morphologisch ein Wurzel- oder Spitzenende dar-

---

1) Y. Delage, La structure du protoplasma etc. Paris 1895, p. 99, Anm. 1.

stellt. Ist für beide Enden die Lichtintensität gleich — ein Fall, der in der Natur so gut wie ausgeschlossen ist —, so werden beide Stämmchen- oder beide Rhizoid-Vegetationspunkte regeneriren. Hierbei wird allerdings in Betracht kommen, dass, wie wir gesehen haben, stets die apicale Schnittfläche eher zur Stämmchenbildung schreitet, als die basale. Sie wird sich also eher, der Lichtquelle zuwachsend, erheben, kommt so in helleres Licht, und da somit wieder ein Unterschied für beide Enden eingetreten ist, wird am unteren Ende Rhizoidenbildung Platz greifen.

Irgend eine erblich inhärende Polarität spielt also offenbar unter den Ursachen, welche über die morphologische Bedeutung einer wachsenden *Bryopsis*-Spitze entscheiden, keine Rolle. Nur äussere Factoren, im Wesentlichen das Licht, sind maassgebend. Noll (l. c.) hat demnach Recht, wenn er die Polarisirung eines *Bryopsis*-Stämmchens direct mit der eines magnetisirenden Eisenstabes vergleicht. Nur ist die wirkende Kraft nicht, wie Noll annimmt, die Schwerkraft, sondern das Licht. Auch Loeb kommt (l. c. II, p. 22) bezüglich *Tubularia* zu der Ansicht, dass dieser Hydroidpolyp als ein nicht polarisirtes Thier anzusehen sei.

Anders verhält es sich bekannntermaassen mit der Polarität höherer Pflanzen[1]). Bei diesen ist nach Voechting's Theorie, der sich Noll (l. c. p. 475) anschliesst, die ursprünglich durch äussere Factoren inducirte Polarität inhärent und erblich geworden, daher durch äussere Einwirkungen auch nicht ohne Weiteres umkehrbar. Die wenigen positiven Angaben über wirkliche Umwandlung von Wurzeln zu Sprossen bei *Neottia*[2]), *Anthurium*[3]) und *Rumex acetosella*[4]), und über die umgekehrte directe Umwandlung von Stammknospe zu Wurzel bei *Rumex acetosella* (Beijerinck l. c. p. 42) verdienten eine eingehendere experimentelle Untersuchung, namentlich mit Berücksichtigung der Frage, ob die Metamorphose jederzeit beliebig durch Aenderungen in der Richtung äusserer Kräfte hervorgerufen werden kann, wie die bei *Bryopsis*, oder aber ob sie Folge complicirter innerer Correlationen ist.

1) Vergl. die bekannten Untersuchungen von Voechting, Organbildung im Pflanzenreich I, 1878 u. II, 1884, u. Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892.

2) Th. Irmisch, Einige Bemerk. üb. *Neottia nidus avis*. Abhandl. d. naturw. Vereins in Bremen, Bd V, 1877, p. 507.

3) K. Goebel, Ueber Wurzelsprosse v. *Anthurium longifolium*. Botan. Ztg., Bd. XXXVI, 1878, p. 645.

4) M. W. Beijerinck, Beobacht. u. Betracht. über Wurzelknospen u. Nebenwurzeln. Amsterdam 1886, p. 40.

Dagegen liegen über eine andere Alge, *Oedocladium protonema*, Beobachtungen von Stahl[1]) vor, aus denen mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass auch diese Oedogoniacee wie *Bryopsis* keine Pflanze mit inhärenter Polarität ist. Stahl hat an dieser Pflanze, die einen oberirdischen grünen, kurzzelligen und einen unterirdischen, chlorophyllfreien, langzelligen Theil hat, beobachtet, dass aus dem Boden herauspräparirte und dem Lichte ausgesetzte Rhizome ergrünen, und dass sich bei fortschreitendem Wachsthum das Rhizom an seiner Spitze in einen normalen, kurzgliedrigen Lichttrieb umwandelt. „Die neu angelegten Seitenzweige des blossgelegten Rhizoms entwickeln sich ebenfalls zu grünen Achsen. Andererseits bilden sich an Pflänzchen, deren farblose Rhizome entfernt worden sind, in kurzer Zeit zahlreiche neue Rhizome, die in Gestalt von langen, spärlich grünen, negativ heliotropischen Fäden vom Räschen ausstrahlen. Bald sind dieselben entstanden durch Umbildung der Spitzen der grünen kurzgliederigen Zweige, bald sind es neu angelegte Seitenzweige" (p. 343). Eingehendere Untersuchungen liegen darüber nicht vor.

Nach den Beobachtungen von Berthold (l. c. p. 672) lässt sich vermuthen, dass sich auch noch andere marine Algen ähnlich wie *Bryopsis* verhalten werden; so *Callithamnion*, *Ectocarpus*, *Stigeoclonium*. Ich selbst habe noch einige wenige Versuche mit *Derbesia Lamourouxii* gemacht, bei der ebenfalls die Umbildung von Sprossspitzen zu Rhizoiden und umgekehrt von Wurzeln zu Stämmchen durch Regulirung der Lichtintensität leicht erreichbar ist. Eine eingehendere Analyse musste wegen Zeit- und Materialmangel unterbleiben. —

Wenn wir uns nun zuletzt über die Ursachen, warum verschiedene Lichtintensität verschiedene Wachsthumsform zur Folge hat, eine Vorstellung machen wollen, so dürfen wir nicht vergessen, dass wir es jedenfalls mit einer sehr complicirten Reizerscheinung zu thun haben. Mit der Theorie der organbildenden Stoffe, auf deren Boden sich auch Loeb bei der Erklärung des Verhaltens seiner *Tubularia* stellt, etwa die Annahme zu machen, bei einer gewissen Lichtintensität würden nur „stämmchenbildende Stoffe", bei einer anderen geringeren nur „rhizoidenbildende" erzeugt, nützt uns nichts. Das wäre nur eine Umschreibung des that-

1) E. Stahl, *Oedocladium protonema*, eine neue Oedogoniaceen-Gattung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIII, 1892, p. 339.

sächlichen Verhaltens. Ich möchte aber auf eine bereits kurz erwähnte Erscheinung nochmals aufmerksam machen, die vielleicht geeignet ist, uns dem Verständnisse des Verhaltens unserer *Bryopsis* einen Schritt näher zu bringen.

Das Protoplasma der Siphonaceen ist, wie bekannt, in steter, mehr oder weniger deutlich sichtbarer Bewegung begriffen. An der Ortsveränderung der Chloroplasten ist dies leicht zu constatiren (vergl. Berthold, l. c. p. 703). Diese Bewegung der Chlorophyllkörner[1]) ist eine rein passive, sie werden von dem strömenden Plasma mit fortgetragen. Nun ist aber ihre Vertheilung im normalen Pflänzchen nicht gleichmässig. Die Hauptmasse befindet sich im Fiedertheile, im Stämmchen nimmt ihre Menge nach unten zu stetig ab, und in den Rhizoiden sind nur verhältnissmässig wenig darin. Aendert man nun die Belichtungsverhältnisse, so tritt, worauf schon oben (p. 455) kurz hingewiesen wurde, auch eine Aenderung in der bisherigen Vertheilung der Chlorphyllkörner ein. Sie wandern aus den weniger intensiv beleuchteten Stellen grösstentheils aus und sammeln sich an den hell belichteten an. Möglicher Weise kommt dazu, dass das Licht an und für sich einen begünstigenden Einfluss auf die Theilung und Vermehrung der Chloroplasten ausübt. Jedenfalls erweisen sich nach Beendigung des Versuches die gut belichteten Theile des Pflänzchens, gleichgiltig, was sie vorher waren, als am relativ reichsten an Chlorophyll. Und unsere Versuche haben gezeigt, dass sie auch, was auch ihre morphologische Werthigkeit war, orthotrop als Stämmchen weiterwachsen. Umgekehrt werden die in Folge der Verdunkelung chlorophyllarm gewordenen Theile zu Rhizoiden. Es ist nun wohl denkbar, dass zwischen beiden Erscheinungen, dem Einwandern von Chloroplasten und dem Orthotropwerden, ein causaler Zusammenhang besteht, derart, dass die Bereicherung an Chlorophyll als Primäres das orthotrope Weiterwachsen zur Folge hätte. Ernährungsverhältnisse würden dann das Ausschlaggebende sein, und wir müssten die Hilfsannahme machen, dass der besser ernährte, energisch wachsende Theil Stämmchencharakter, der weniger reichlich ernährte, langsamer wachsende Theil Rizoidcharakter annimmt. Damit würden alle unsere Versuchsergebnisse stimmen. Dann wäre auch verständlich, warum isolirte Stammstücke bei

1) Vergl A. F. W. Schimper, Unters. üb. d. Chlorophyllkörper u die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885, p. 203.

überall gleichmässig guter Belichtung am apicalen Ende eher einen Fiedertheil regeneriren, als am basalen. Denn wir sahen, dass die Menge der Chlorophyllkörner im Stämmchen nach dem Wurzelende zu stetig abnimmt, und da alle Theile des Versuchsstückes gleich beleuchtet sind, so ist für die Chloroplasten keine Ursache zur Verlagerung gegeben. Das obere Ende wird also mehr enthalten als das untere und demgemäss in Folge der besseren Ernährung eher zum Auswachsen schreiten können, als die basale Schnittfläche.

Es war mir leider nicht möglich, diese Annahme, etwa durch Wiederholung der oben beschriebenen Versuche in ausgekochtem, von CO_2-freier Luft überlagertem Wasser, experimentell zu unterstützen. Dahingehende Versuche dürften auch, wegen der Nothwendigkeit organischer Ernährung der Versuchspflanzen, mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft sein. —

Tübingen, Botanisches Institut. Mai 1900.

Centrifugale und simultane Membranverdickungen.

Von

F. Schütt.

Mit Tafel XII

I. Aussenplasma.

1. Existenz von Aussenplasma.

Es ist eine altbekannte Thatsache, dass in lebenden Zellen der Plasmakörper nicht nur den von der Membran gebildeten Haupthohlraum einnimmt, sondern auch in die Tüpfel und Poren der Membran hineingeht. In meinen Studien über die Zelle[1]) habe ich den Gedanken ausgesprochen, dass bei den Peridineen und Diatomeen ein Theil des Plasma aus der schützenden Hülle durch die Poren herausgeschickt wird und als extramembranöses Plasma oder Aussenplasma eine Reihe von Functionen übernehmen kann. 1899[2]) führte ich diesen Gedanken weiter aus, und fügte die Beschreibung der directen Beobachtung des Aussenplasmas hinzu. 1895[3]) glaubte Hauptfleisch durch Poren hindurchgehende feine Plasmafortsätze bei Diatomeen gesehen zu haben. O. Müller[4]) bekämpfte diese Beobachtungen, bekannte sich aber 1898[5]), also nachdem ich meine zweite Arbeit schon geschrieben,

1) F. Schütt, Die Peridineen der Plankton-Expedition I. Theil. Studien über die Zelle der Peridineen. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Herausgegeben von Hensen. Bd. IV. M. a. A. Kiel u. Leipzig 1895, p. 128 u. f.

2) F. Schütt, Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, Heft 4, 1899.

3) P. Hauptfleisch, Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Mitth. d. naturwiss. Vereins f. Neu-Vorpommern u. Rügen, 1895.

4) Otto Müller, Die Ortsbewegung der Bacillariaceen, III. Ber. d. D. botan. Ges. 1896, p. 54 u. f.

5) Otto Müller, Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. Ber d. D. botan. Ges. 1898, p. 400 u. f.

aber bevor er sie durch den Druck kennen gelernt hatte, auch zu der Annahme des aus den Poren hervortretenden, extramembranösen Plasma und hielt diese Ansicht auch in seiner nächstfolgenden Arbeit[1]) aufrecht.

G. Karsten[2]) glaubt dagegen „unwiderleglich", wie er selbst sagt, die Nichtexistenz von extramembranösem, membranbauendem Plasma bewiesen zu haben. Nichts ist aber leichter, als seine beiden „unwiderleglichen" Beweise zu widerlegen. Sein erster Beweis lautet: „Wenn wirklich für die Diatomeen die Thätigkeit eines membranbildenden extramembranösen Plasmas erforderlich wäre, so sollte seine Gegenwart dort am ehesten vermuthet werden, wo die grössten Leistungen verlangt werden, z. B. bei der Auxosporenentwickelung, wo beide Schalen der vergrösserten Generation neugebildet werden müssen". Diese Voraussetzung ist schon nicht richtig. Bei der Auxosporenbildung werden zwar zwei neue Schalen ausgebildet, es wird also auch verhältnissmässig viel Membransubstanz dabei ausgeschieden, aber darauf kommt es hier garnicht an, sondern nur darauf, dass an den ausgeschiedenen Schalen centrifugales Dickenwachsthum stattfindet, denn nicht für die Ausscheidung der Grundmembran, sondern nur für deren centrifugales Dickenwachsthum habe ich das Aussenplasma gefordert. Für centrifugales Dickenwachsthum giebt die Auxosporenbildung aber durchaus kein besonders gutes Beispiel. Auf die unrichtige Voraussetzung folgt nun bei Karsten folgender Beweis: „Statt dessen ist bei jeder Schalenbildung innerhalb des Perizoniums deutlich, dass das Plasma vom Perizonium weit zurücktritt, um auf der freien Oberfläche eine Schale nach der anderen auszuscheiden." Das ist ganz richtig; wenn an der freien Oberfläche eine Membran ausgeschieden werden soll, so wird dieses von der Plasmaoberfläche selbst besorgt werden müssen, da ein extramembranöses Plasma zu dieser Zeit noch gar nicht existiren kann. Erst muss eine Membran da sein, bevor ein extramembranöser Körper entstehen kann; es ist also die Ausscheidung einer Membran geradezu die logische Voraussetzung für das Auftreten von extramembranösem Plasma. Ich kann aber Karsten darin nicht zustimmen, dass das Zutreffen dieser logischen Voraussetzung für das Auftreten von extramembranösem Plasma bei der Auxosporenbildung ein Beweis gegen dieses selbige Auftreten sei.

1) Otto Müller, Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen, II. Ber. d. D. botan. Ges. 1899, p. 443 u. f.

2) Botan. Zeitung 1899, p. 331.

Der zweite von Karsten für unwiderleglich erklärte Beweis für die Nichtexistenz des betr. Aussenplasma ist nicht minder leicht zu widerlegen. Karsten sagt: „Ein weiteres unwiderlegliches Beispiel für die Nichtexistenz eines extramembranösen membranbildenden Plasmas giebt die Gattung *Sceletonema*. Die einzelnen Zellen dieser Planktonform sind in Zellreihen angeordnet, deren Zellindividuen durch mehr oder weniger lange Kieselstäbchen in bestimmten Abständen gehalten werden. Diese Kieselstäbchen, deren Länge den doppelten, bis 4- oder 5fachen Zelldurchmesser erreichen kann, wären ein treffliches Object für das extramembranöse Plasma. Da sie jedoch von den benachbarten Zellen aus in einem kleinen Knoten aufeinander zu treffen pflegen, ist leicht ersichtlich, dass sie durch intercalaren Nachschub von den einzelnen Zellen gebildet werden müssen. Ja, man kann dieses intercalare Wachsthum experimentell wieder hervorrufen, wenn es vorzeitig erloschen war.“ In diesem Beweis steckt eine Reihenfolge von unrichtigen Schlüssen, von denen jeder folgende alle vorhergehenden an Tragweite übertrifft. Erstens beweist die Verknüpfung der Stäbchen mit den Knoten keineswegs, wie Karsten behauptet, dass die Stäbchen intercalar wachsen. Zweitens würde ein intercalares Wachsthum der Stäbe, selbst wenn es bewiesen wäre, noch kein Beweis für die Nichtexistenz von Aussenplasma sein; ja, selbst dies Wachsthum würde sich, wie ich später zeigen werde, durch Aussenplasma immer noch leichter erklären lassen als durch Innenplasma. Drittens würde, selbst wenn ich annehmen wollte, dass die Stäbchen ohne Hülfe von Aussenplasma gebildet werden, dieses noch durchaus kein Beweis für die Nichtexistenz von Aussenplasma bei *Sceletonema* sein, denn dieses könnte noch daneben existiren. Viertens würde das Fehlen von Aussenplasma bei *Sceletonema* noch nicht die Nichtexistenz eines extramembranösen membranbildenden Plasmas bei den Diatomeen überhaupt beweisen.

2. Functionen.

Was die Functionen des Aussenplasmas anbelangt, so habe ich schon in meinen Studien über die Zelle und später noch weitergehend auf eine Reihe von Functionen hingewiesen, von denen die eine der Membranbau ist. Wie ich aus O. Müller's letzter Abhandlung entnehme, theilt er meine Ansichten in allen principiellen Fragen;

doch hebt er mehrfach und mit besonderem Nachdruck hervor, dass der Membranbau doch nicht die wichtigste Function sei, und construirt so einen Gegensatz, der meiner Meinung nach nicht ganz natürlich ist.

Schon 1895 habe ich die Ansicht vertheidigt, dass der Bau der centrifugalen Membranverdickungen nicht die einzige Function des Aussenplasmas sei, sondern nur eine der Functionen. Nun bin ich zwar der Ansicht, dass in den Fällen, wo das Aussenplasma eine intensive centrifugale Bauthätigkeit entfaltet, dieses als die wichtigste Aufgabe desselben aufzufassen ist, aber keineswegs nehme ich an, dass dieses für alle Formen und für alle Zeiten in gleicher Weise gilt. Ich habe 1899 darauf direct hingewiesen, dass die Functionen nicht nur bei verschiedenen Arten verschieden sind, sondern dass auch eine Häufung der Functionen, wie sie die Physiologie für andere Organe lehrt, auch für das Aussenplasma bei ein und demselben Diatomeenindividuum vorkommt, und andererseits darauf, dass ein Wechsel der Functionen eintreten kann. Dies hat auch Müller in seiner letzten Arbeit (1900) angenommen. Es ergiebt sich nun, wenn man diese beiden Factoren in Rechnung bringt, von selbst, dass das, was heute Hauptfunction ist, morgen Nebenfunction sein kann, oder gar ganz aufgehört hat, Function zu sein. Könnte man nun die Wichtigkeit der Functionen bei jeder Art und in jeder Lebenslage der Zellen in Zahlen ausdrücken, so liessen sich vielleicht durch complicirte Rechnungen Mittelwerthe für die verschiedenen Functionen gewinnen, deren Vergleich objectiv die wichtigste, in ganz allgemeinem Sinn, ergäbe. Da dies aber nicht möglich ist, so scheint es mir wenig zweckmässig zu sein, darüber zu streiten, welche Function, ganz allgemein gefasst, als die wichtigste und welche als die weniger wichtige aufzufassen ist.

Der Streit darüber, welche der Functionen die wichtigste ist, scheint mir darum um so weniger nöthig, weil, wie mir scheint, die bis jetzt bekannt gewordenen Functionen mehr oder minder, direct oder indirect, der Hauptsache nach einem gemeinsamen Ziele zustreben, das ist: dem Stoffwechsel zu dienen.

Der Membranbau ist gewiss wichtig, und die Eigenthümlichkeiten desselben, speciell die Aussenverdickungen, sind für die Diatomeen gewiss nicht unwichtig, aber Selbstzweck haben sie nicht. Auch hier kommen natürlich verschiedene Factoren in Rechnung; ich will nur hinweisen auf den Schutz gegen lebende und leblose

Feinde durch Gewinnung von Waffen und namentlich von der nöthigen Festigkeit bei geringem Materialverbrauch, und bei Vermeidung unnöthiger Steigerung des specifischen Gewichtes, und unter Wahrung der nöthigen Diffusionsfläche. Wenn also das Aussenplasma centrifugale Wandverdickungen baut, so dient es indirect dem Stoffwechsel durch Erleichterung des Stoffaustausches unter Wahrung der übrigen Erfordernisse.

Die Ortsbewegung ist eine Function des Aussenplasmas, und im Vergleich zu manchen anderen kann man sie auch als eine wichtige bezeichnen. Aber wenn man die Ortsbewegung selbst als den Endzweck der betreffenden Plasmathätigkeit betrachtet, so kann ich sie nicht mit O. Müller für „eine der allerwichtigsten Functionen" halten, ja, ich schreibe ihr überhaupt keinen Selbstzweck zu, sondern bin geneigt, sie wesentlich in den Dienst der Verbesserung des Stoffwechsels zu stellen.

Bildung der Gallertstiele ist eine wichtige Function, gleichviel, ob sich daran die gewöhnlichen Poren oder besondere Gallertporen, oder gar Raphe oder Pseudoraphe betheiligen, und gleichviel, ob das Plasma dabei mehr oder weniger weit aus den Poren hervorkommt. Aber Selbstzweck hat auch diese Thätigkeit des Plasmas nicht, sondern sie dient, darauf habe ich schon früher hingewiesen, demselben grossen Zweck, dem Stoffwechsel.

Ein Theil der gestielten Diatomeen hat eine Raphe und mit ihr theoretisch die Möglichkeit der Ortsbewegung, von dieser machen aber die meisten Zellen Zeit ihres Lebens niemals Gebrauch. Welche Function ist hier nun die wichtigste, die Stielbildung oder die Bewegung? So lange sie festsitzt, gewiss die Stielbildung, denn die Fähigkeit der Ortsbewegung nutzt die Zelle nicht aus. Die Stielbildung schafft der Zelle aber nicht nur einen günstigen Standort für die Assimilation, sondern sie bewirkt auch dadurch, dass sie verhindert, dass die Zelle durch die Bewegungen des umgebenden Wassers mitgeschwemmt wird, eine fortwährende Erneuerung des die Zelloberfläche bespülenden Wassers und sorgt damit für Verbesserung der Stoffwechselverhältnisse. Wenn nun die Zelle sich loslöst oder losgelöst wird, so hört der Nutzen der Stielbildungsfähigkeit des Plasmas auf, aber die Fähigkeit der Ortsbewegung tritt in Action. Diese hat unter anderen Folgen auch die, dass die Zelle dabei immerfort in neue Wasserschichten kommt, sie unterstützt also indirect wieder den Stoffwechsel. Festheftung und Bewegung, die beiden entgegengesetzten

Mittel, dienen also demselben physiologischen Zweck. Beide werden durch Plasma bewirkt. Fragen wir jetzt wieder: welches ist die wichtigere von beiden? so scheint die Antwort zu sein: anfangs die Stielbildung, später die Bewegung; doch ist die Frage in Wirklichkeit damit noch nicht genügend beantwortet. War die Raphe, das Bewegungsorgan, an der noch gestielten Zelle functionslos? Hat sie nur den Zweck, als Nothanker oder Rettungsmittel für den seltenen Fall der Loslösung der Zelle zu dienen? Wäre der eigentliche Zweck der Raphe die Ortsbewegung, so müsste man diese Frage bejahen. Meiner Meinung nach ist die Ortsbewegung aber nicht Endzweck, sondern sie ist selber nur Mittel zum Zweck, und zwar zum Zweck der Verbesserung der Stoffwechselverhältnisse; und diese Function, die eigentliche, kann die Raphe vielleicht ebensogut an der gestielten, wie an der freien Zelle ausüben. Bewegt sich das Plasma in der Raphe an der freien Zelle, so schiebt sich die Zelle durch das Wasser fort, erneuert also die Wasseroberfläche; bewegt sich das Plasma in der Raphe an der am Stiele haftenden Zelle, so schiebt es das angrenzende Wasser an der Zelle entlang fort, erneuert also auch die Wasseroberfläche der Zelle. In beiden Fällen hat es also, obwohl der äusserliche Effect scheinbar ein ganz anderer ist, im Grunde genommen, doch dieselbe Function, und dieses ist wiederum dieselbe, welche auch die Stielbildung hatte. Sollen wir jetzt noch einmal fragen: welches ist die wichtigste Function des Aussenplasmas? so fällt die Antwort wieder anders aus. Doch welchen Zweck hätte es, jetzt noch so zu fragen, nachdem wir gesehen haben, dass das Aussenplasma in allen drei Fällen in letzter Instanz im Wesentlichen dieselbe Function hat, und sich für die Ausübung derselben nur verschiedener Mittel bedient.

3. Aussenplasma und Membranverdickung.

Die reichlichen centrifugalen Wandverdickungen der Peridineen habe ich auf die Thätigkeit von Plasma zurückgeführt, das durch die Poren der Membran nach aussen tritt. Wegen der grossen Aehnlichkeit der Structurverhältnisse der Diatomeenmembranen mit denen der Peridineen habe ich angenommen, dass dieser Schluss auch auf die Diatomeen zu übertragen sei.

Die Gründe, die G. Karsten dagegen geltend gemacht hat, habe ich schon widerlegt. Otto Müller erkennt zwar im Princip die Mög-

lichkeit meiner Erklärung an, aber dennoch stellt er sich in einen Gegensatz dazu. Dieser ist zurückzuführen theils auf eine nicht zutreffende Auffassung meiner Wachsthumserklärung, theils auf eine ebenfalls nicht zutreffende entwickelungsgeschichtliche Auffassung.

Otto Müller stellt eine kleine Gruppe von Diatomeen hin, bei denen die Wandverdickungen nicht nach aussen, sondern nach innen hervorragen, und er hebt dann mit besonderem Nachdruck hervor, dass auf diese Arten meine Erklärung des Membranwachsthums, beruhend auf der Thätigkeit des aus Poren hervorragenden Aussenplasmas, nicht zutreffe. Aber habe ich denn das Gegentheil behauptet? Centripetale Wandverdickungen sind ja bei Diatomeen schon sehr lange bekannt, schon der alte Tuffen West hat solche Gebilde recht anschaulich dargestellt, und Otto Müller verdanken wir sehr interessante Aufschlüsse über derartige Verhältnisse. Das war mir wohl bekannt, und ich habe auch in meiner Schrift darauf hingewiesen, aber ich habe nie angenommen, dass das Plasma sich durch die Poren nach aussen bemühen müsste, um derartige nach innen ragende Wandverdickungen auszubilden. Vielmehr bezieht sich meine auf Thätigkeit des Aussenplasmas basirte Wachsthumserklärung ausdrücklich nur auf die centrifugalen, nicht auf die centripetalen Verdickungen. Wandverdickungen, von denen man nachweisen kann, dass sie nicht centrifugal, sondern centripetal entstehen, kommen also für meine Wachsthumserklärung von vornherein gar nicht in Betracht; ihr Vorkommen spricht also weder für noch gegen die Richtigkeit meiner Wachsthumserklärung. Selbst wenn man nachweisen könnte, dass die sämmtlichen Wandverdickungen bei Diatomeen, die man heutigen Tages allgemein für centrifugal hält, centripetal sind, so würde dadurch nur der Wirkungskreis meiner Erklärung des Centrifugalwachsthums eingeschränkt, aber die Richtigkeit dieser Erklärung würde dadurch nicht im Geringsten tangirt.

Nun bleiben noch diejenigen Fälle übrig, für die Otto Müller unzweifelhaftes centrifugales Dickenwachsthum annimmt. In Bezug auf diese, das erkenne ich gerne an, bemüht sich Otto Müller, im Gegensatz zu Karsten, meiner Auffassung gerecht zu werden. Er erkennt die Möglichkeit der Erklärung, dass Plasma durch die Membran nach aussen tritt und dort an dem Bau der Verdickungen arbeitet, an, indem er sagt: „Die Möglichkeit einer derartigen Entstehung der centrifugalen Wandverdickungen der Bacillariaceen

lässt sich nicht in Abrede stellen und würde in der That eine ungezwungene Erklärung dieser eigenartigen Wachsthumserscheinungen abgeben. Fr. Schütt gebührt das Verdienst, den Gedanken einer Thätigkeit des extramembranösen Plasmas zur Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums herangezogen zu haben.“ Er bemüht sich aber sofort, seine Worte abzuschwächen, indem er sagt: „Ich gebe die Möglichkeit einer Bildung der centrifugalen Membranverdickung durch extramembranöses Plasma zu, mit der Einschränkung jedoch, dass dieser Vorgang innerhalb der Mutterzelle erfolgen müsste.“

Zelltheilung, Zelltrennung und Membranbildung. Der Schlüssel zu dieser Anschauung liegt in einer unrichtigen Deutung entwickelungsgeschichtlicher Verhältnisse. Wenn Müller sagt: „Die centrifugalen Wandverdickungen werden, gleich wie die centripetalen, noch innerhalb der Mutterzelle fertig ausgebildet; erst mit ihrer Vollendung ist der Theilungsact beendet“, so ist das nicht ganz richtig. Die centrifugalen Verdickungen werden gar nicht innerhalb der Mutterzelle, sondern aussen an den Tochterzellen angelegt, und der Theilungsact ist nicht erst mit Fertigstellung der Verdickungen der nach der Theilung neu zu bildenden Membran beendigt. Es sind hier drei entwicklungsgeschichtliche Begriffe scharf auseinander zu halten: Zelltheilung, Zelltrennung und Neubildung der Membran. Die Zelltheilung ist immer der erste Act, und ist beendet mit der Theilung der Plasmakörper, dann kommen, im Princip unabhängig von einander und von der Theilung, die Trennung und die Membranbildung als zwei neue Acte. Act 1 und 3 folgen bei den höheren Pflanzen meist (nicht immer) so dicht aufeinander, dass man leicht die Grenze übersehen und in Versuchung kommen kann, das Ende des dritten Actes als das des ersten anzusehen. Dabei würde man aber, namentlich bei den Thallophyten, zu unliebsamen Consequenzen kommen. Jüngst habe ich[1]) noch festgestellt, dass bei *Ornithocercus*, einer Peridinee, die Verdickung der nach der Plasmascheidung neu gebildeten Schalenhälften noch lange nach der Trennung der beiden Schwesterzellen fortdauert, ja, dass nach abermaliger Theilung noch die nächste Generation an der Membran fortbaut. Wollten wir hier, wie Müller dies für Diatomeen thut, den Begriff der Theilung bis zur Fertigstellung der neuen Membran ausdehnen, so müsste man die längst

1) Botan. Zeitung 1900, Heft 16—17.

weit von einander entfernt lebenden Schwesterzellen noch als Theile einer noch nicht fertig getheilten Mutterzelle auffassen; ja, noch mehr, der Theilungsact würde sich über die Lebensdauer des bei der Theilung entstandenen Individuums hinaus bis in die zweite oder vielleicht gar dritte Generation ausdehnen.

Recht augenfällige Beispiele für die Grenze des Begriffs der Theilung liefern die Zelltheilungen in uniloculären Sporangien der Algen. Hier folgt erst eine Reihe von Zelltheilungen aufeinander. Mit der Spaltung der Plasmakörper ist jedesmal der Theilungsact beendigt. Später erst folgt als zweiter entwicklungsgeschichtlicher, von der Theilung unabhängiger Act die Zelltrennung. Die jetzt immer noch nackten Zellen schwärmen aus, verbreiten sich im Wasser, setzen sich, wenn alles gut geht, fest, und umgeben sich nun mit einer Membran. Bis hierher müsste man den Begriff des ersten Theilungsactes ausdehnen, wollte man den Begriff der Membranbildung, d. h. der Bedeckung der bei der Plasmatheilung nackt gewordenen Plasmaoberflächen mit Membran, in den Theilungsact hineinziehen.

Wenn nun gar auf das Schwärmen erst eine Copulation folgt, so wird die Nothwendigkeit, die drei Begriffe: Theilung, Trennung und Membranbildung scharf auseinander zu halten, noch augenfälliger; man würde sonst zu dem Schluss kommen, dass die aus zwei verschiedenen Sporangien stammenden Zygoten bis zur Membranbildung noch Theile einer noch nicht fertig getheilten Mutterzelle wären, deren Theilungsact erst mit der Umhüllung sämmtlicher Zygoten beendet wäre.

Bei den höheren Pflanzen folgt gewöhnlich auf die Zelltheilung unmittelbar die Membranbildung während die Zelltrennung ganz ausbleibt. Dies trifft auch für die vegetativen Zustände der höheren Thallophyten meist zu. Bei den mit der Fortpflanzung verbundenen Veränderungen bleiben die drei Processe unabhängiger von einander. In manchen Fällen folgt auf die Theilung direct die Membranbildung, in anderen Fällen folgt erst die Trennung und dann die Membranbildung, in noch anderen Fällen folgt auf die Theilung wieder eine Theilung. Bei den Protophyten, bei denen Zelltheilung und Fortpflanzung vielfach zusammenfällt, findet sich dieselbe Selbstständigkeit der drei Processe wie bei der Fortpflanzung der höheren Algen. Bei den Diatomeen folgt auf die Zelltheilung erst die Membranbildung und dann die Trennung oder die letztere kann auch ausbleiben und erst auf eine Anzahl von Zelltheilungen ein-

mal eintreten. Bei den Peridineen folgt auf die Zelltheilung erst die Zelltrennung und dann wird erst auf der nackten Hälfte die Membran gebildet, oder die beiden letzten Processe schieben sich auch so ineinander, dass erst die Zelltrennung eingeleitet wird, und dass der dritte Act schon einsetzt, bevor der zweite vollendet ist.

Wenn Otto Müller also meint, „die centrifugalen Wandverdickungen werden, gleich wie die centripetalen, noch innerhalb der Mutterzelle fertig ausgebildet", so ist dies nicht richtig. Schon zur Zeit, wo die erste Grundmembran angelegt werden kann, existirt die Mutterzelle nicht mehr, sondern nur noch die beiden Tochterzellen[1]): und wenn auf dieser Grundmembran die Verdickungsschichten centrifugal emporwachsen, so wachsen sie nicht, wie die centripetalen dies wirklich thun, in einen plasmaerfüllten Raum, sondern in einen Intercellularraum hinein, welcher nur von Wasser, aber nicht von Cytoplasma erfüllt ist. Müller irrt also auch darin, wenn er meint, „hier wie dort würden die Verdickungen in einem plasmaerfüllten Raum entstehen". Die centripetalen Wandverdickungen wachsen in unmittelbarer Berührung mit dem Cytoplasma, welches sie ausscheidet, in den Zellraum hinein, die centrifugalen werden beim Wachsthum durch die Grundmembran von dem Cytoplasma getrennt, sie wachsen in einen von Wasser erfüllten Hohlraum hinein, in dem Plasma überhaupt nur als durch die Poren hindurchgetretenes „extramembranöses Plasma" vorkommen kann.

Schutz beim Wachsen. Wenn die beiden bei der Theilung entstandenen Schwesterzellen der Diatomeen während der Zeit, wo sie ihre neue Membran ausbilden, noch mit den Rändern der älteren Gürtelbänder aneinander hängen bleiben, und dadurch einen Intercellularraum schaffen, so liefert das wohl einen gewissen Schutz für das bauende Plasma, so dass es nicht von äusseren Feinden in seiner Bauthätigkeit gestört werden kann, aber dieser Schutz ist

1) Beim Beschreiben entwickelungsgeschichtlicher Verhältnisse von Diatomeen ist es oft ein Bedürfniss, eine Bezeichnung zu haben für die Gesammtheit der beiden aus einer Mutterzelle hervorgehenden Tochterzellen bis zu dem Moment, wo die Gürtelbänder der beiden Schwesterzellen sich von einander trennen. Obwohl es dem Begriff nach nicht ganz correct ist, so sehe ich doch nichts Bedenkliches darin, das Ding in Ermangelung eines besseren Ausdruckes noch „Mutterzelle" zu nennen, vorausgesetzt, dass man sich des darin liegenden Anachronismus bewusst bleibt, und sich nicht durch die ungenaue Ausdrucksweise zu einer ungenauen Begrenzung des Begriffes verleiten lässt, indem man glaubt, der eigentliche „Theilungsact" sei erst mit der Trennung der Gürtelbänder der Tochterzellen beendet.

nur ein accessorisches Moment; für die Theorie der Erklärung der Bauthätigkeit selbst trägt er gar nichts bei. Diese wird wesentlich von der Frage bestimmt: Sind die wachsenden Membrantheile unmittelbar mit dem Plasma in Verbindung oder sind sie es nicht. Sind sie es, wie es bei den centripetalen wirklich der Fall ist, so hat das Wachsthum nur die schon lange bekannten Schwierigkeiten der Erklärung, sind sie es nicht, wie die centrifugalen, so ist das Wachsthum nach unseren jetzigen Erfahrungen nur unter Zuhülfenahme der Thätigkeit von extramembranösem Plasma erklärlich.

Dass dieser Schutz nur gewissermaassen eine Zugabe, aber für die Erklärung nicht nöthig ist, beweisen die Peridineen-Verdickungen, denn diese wachsen, weder von der Mutterzelle noch von einem Intercellularraum geschützt, auf der vollständig freien Oberfläche, und sie müssen so wachsen, weil die getheilten Zellen sich schon vor der Ausbildung der Membran trennen. Müller's Ansicht, dass der ganze „Vorgang erst dadurch verständlich“ wird, dass er „innerhalb eines Raumes der Mutterzelle ausgeübt wird“, ist also nicht zutreffend.

Der Schutz durch den Intercellularraum wird für das Verständlichwerden der Wachsthumstheorie nicht gefordert, das bewiesen die Peridineen; er wird aber bei den Diatomeen thatsächlich gewährt. Ob er bei diesen aber aus anderen Gründen wirklich unbedingt nöthig ist, etwa weil das Plasma derselben empfindlicher wäre, als das der Peridineen, und darum eines kräftigeren äusseren Schutzes bedürfe, das ist wieder eine besondere Frage.

Müller spricht die Ansicht aus: „Wenn extramembranöses Plasma die centrifugalen Verdickungen hervorbringt, müssen sie vor der Trennung der Tochterzellen vollendet sein; die dahingerichtete Function der Poren hört mit der Trennung auf“. Dafür, dass die beim Membranbau betheiligte Function der Poren vor der Trennung der Tochterzellen aufhören müsse, liegt theoretisch schlechterdings keine Nothwendigkeit vor. Die Peridineen beweisen wieder das Gegentheil, denn bei ihnen wird die Membran sammt den Poren erst nach der Trennung angelegt, ihre auf den Bau gerichtete Function fängt also erst nach der Trennung an. In den Fällen, wo der ganze Bau schon vor der Trennung fertig ist, hört praktisch natürlich auch die Baufunction der Poren schon vor der Trennung auf, das ist selbstverständlich und braucht gar nicht erwähnt zu werden, dafür aber, dass die centrifugalen Wandverdickungen vor der Trennung vollendet sein müssen, liegt

theoretisch keine Nöthigung vor. Man könnte höchstens annehmen, dass sie es thatsächlich thun. Müller nimmt dies auch an, und er schliesst dies daraus, dass sie es „in allen ihm bekannten Fällen von Zelltheilung bei den Bacillariaceen" thun; ob aber die Zahl der ihm bekannten Fälle ausreicht, um die Verallgemeinerung zu begründen, das ist noch zu untersuchen. Bei allen Pennatae und bei einem grossen Theil der Centricae ist dies wohl der Fall. Von Aeusserungen dagegen ist mir nur eine von Karsten herrührende bekannt, der behauptet, dass die stabförmigen Schalenverdickungen von *Sceletonema* noch nachträglich in die Länge wachsen. Mit welchem Recht er dies behauptet, das werde ich später untersuchen; ich will nur noch hinzufügen, dass ich weiter unten Fälle von äusseren Membranverdickungen, die nicht im Schutze eines Intercellularraumes entstanden sind, anführen werde.

Wenn Otto Müller seine Ansicht über meine Wachsthumserklärung gewissermaassen in folgenden Satz zusammenfasst: „Ich gebe daher die Möglichkeit einer Bildung der centrifugalen Membranverdickung durch extramembranöses Plasma zu, mit der Einschränkung jedoch, dass dieser Vorgang innerhalb der Mutterzelle erfolgen müsste", so muss davon der Nachsatz, die Einschränkung, als unrichtig fallen. Mit dem Vordersatz bin ich einverstanden, und wäre auch noch damit einverstanden, wenn das einschränkende Wort „Möglichkeit" durch recht fetten Druck noch ganz besonders hervorgehoben wäre; ich konnte und ich kann nach den bisher bekannten Erfahrungen nicht erwarten, dass mehr als die „Möglichkeit" zugegeben wird. Ob dieser Möglichkeit auch die Wirklichkeit entspricht, das werde ich später untersuchen.

II. Ausbildung der Membranverdickungen.

Wenn es sich darum handelt, allgemeine Verhältnisse anatomischer oder entwicklungsgeschichtlicher Art aufzuklären, so ist es eine der wichtigsten Aufgaben unter der Fülle von Material dasjenige herauszuwählen, das die Verhältnisse möglichst einfach und übersichtlich zeigt. Erst wenn die principielle Frage gelöst ist, ist es angebracht, zu den Fällen fortzuschreiten, wo die Verhältnisse complicirter, kleiner oder undeutlicher sind.

Als es sich vor Jahren darum handelte, die Grundzüge der Kerntheilung aufzuklären, da wählten die Meister der Zellenlehre, Strasburger, Flemming u. A. nicht solche Zellen aus, bei

denen die Kerne möglichst klein, die Kernfäden möglichst zahlreich, und die Kernfiguren möglichst verwirrt waren, sondern sie wählten die grössten und einfachsten zum Studium heraus. Hätten sie statt an den grössten Kernen von *Salamandra*, Liliaceen u. s. w. zu experimentiren, *Sceletonema* oder *Chaetoceros* zum Ausgangspunkt der Untersuchung genommen, und hätten sie sich darauf capricirt an den kleinsten Diatomeenkernen die Grundfragen der Theilung zu lösen, so würden sie schwerlich die glänzenden Fortschritte gemacht haben, die sie jetzt zu verzeichnen haben. Nachdem die Verhältnisse an den günstigen Objecten klar gelegt waren, war es selbst jüngeren Kräften möglich, die Verhältnisse der kleinsten Kerne mit Erfolg zu studiren.

Von ähnlichen Erwägungen ausgehend, habe ich zum Beweis für die Beziehungen des centrifugalen Dickenwachsthums zum Aussenplasma mit vollem Bedacht nicht die Diatomeen, sondern die Peridineen gewählt, denn nur bei diesen sind die Verhältnisse so klar und einfach, dass der principielle Beweis daran geführt werden konnte, während ich die Diatomeen für ungeeignet hielt, die Frage im Princip zu lösen. Ich habe aber dann darauf hingewiesen, dass sich bei den Diatomeen so viele Analogien mit den Verhältnissen der Peridineen finden, dass es angängig erscheine, die bei den Peridineen gewonnenen Erfahrungen auch auf die Diatomeen zu übertragen. Es wird aber noch lange dauernder, sehr sorgfältiger, mit feinster Kritik ausgeführter Untersuchungen bedürfen, um die Membranverhältnisse der Diatomeen, welche durch ihre geringen Dimensionen alle Schlüsse so unsicher machen, so genau aufzuklären, dass ihre Stellung zu der von mir aufgeworfenen Frage mit voller Sicherheit festgestellt ist. Darum halte ich es auch für durchaus nicht zweckmässig, dass George Karsten die principielle Entscheidung über das von mir aufgestellte Problem auf das Gebiet der Diatomeen hinüber zu ziehen versucht. Dass er der darin liegenden Gefahr nicht entgangen und auf Irrwege gerathen ist, habe ich schon früher gezeigt. Es bleibt mir aber noch übrig, meine früheren Behauptungen sachlich genauer zu prüfen.

A. Untersuchungen über das Membranwachsthum von *Sceletonema*.

I. Centrifugales Wachsthum.

Die kleinen büchsenförmigen Zellen von *Sceletonema costatum* werden durch Kränze von parallelen Kieselstäben, welche die

Schalen verbinden, zu Ketten zusammengehalten. Die Schalen werden gewöhnlich wie einfache Kugelflächen abgebildet. Genauere Beobachtung lehrte mich, dass sie eine Gliederung in einen Schalendeckel (von der Form einer Kugelschale) und einen Schalenmantel (von der Form eines abgestumpften Kegels) zeigen (cf. Fig. 1, Taf. XII). Schalendeckel und Schalenmantel gehen aber oft so unmerklich in einander über, dass dann die ganze Schale einem Kugelabschnitt ähnlich wird. Auf dem Abhang des Schalenmantels und zwar annähernd auf halber Höhe desselben, sind die Kieselstäbchen inserirt. In der Mitte der Stäbchen findet sich je ein kleines Knötchen.

George Karsten behauptet[1]), dass die Kieselstäbchen in die Länge wachsen. Auf diesen Standpunkt will auch ich mich einstweilen stellen und nun untersuchen, wie dieser Wachsthumsprocess dann verlaufen muss. Karsten erklärt es für „leicht ersichtlich, dass sie durch intercalaren Nachschub von den einzelnen Zellen gebildet werden müssen". Mir scheint, Karsten hat es sich da doch etwas zu leicht gemacht und eine Behauptung statt eines Beweises gebracht. Eine genauere Betrachtung lehrt, dass schon die bisher bekannten Thatsachen eine Reihe verschiedener Erklärungsmöglichkeiten offen lassen, von denen Karsten nur die eine herausgegriffen hat, ohne die anderen zu berücksichtigen.

Diese Erklärungsmöglichkeiten sind:

I. Die Kieselstäbchen wachsen mit einer intercalaren, basalen Wachsthumszone, und zwar durch Nachschub des Materials vom Innenplasma aus.

II. Die Stäbchen wachsen intercalar basal, aber nicht durch Nachschub von innen, sondern durch Ausscheidung vom Aussenplasma.

III. Die Stäbchen wachsen nicht intercalar, sondern in ihrer ganzen Längsausdehnung gleichmässig, wobei das Material direct vom Innenplasma geliefert wird.

IV. Die Stäbchen wachsen in ihrer ganzen Länge gleichmässig; das Material wird aber nicht direct vom Innenplasma geliefert, sondern vom Aussenplasma zur Ausscheidung gebracht.

---

1) Botan. Ztg. 1899, p. 332.

V. Die Stäbchen wachsen an der Spitze. Das Material wird vom Innenplasma direct geliefert und an den Knötchen zur Ausscheidung gebracht.

VI. Die Stäbchen wachsen an der Spitze, das Material wird vom Aussenplasma zur Ausscheidung gebracht.

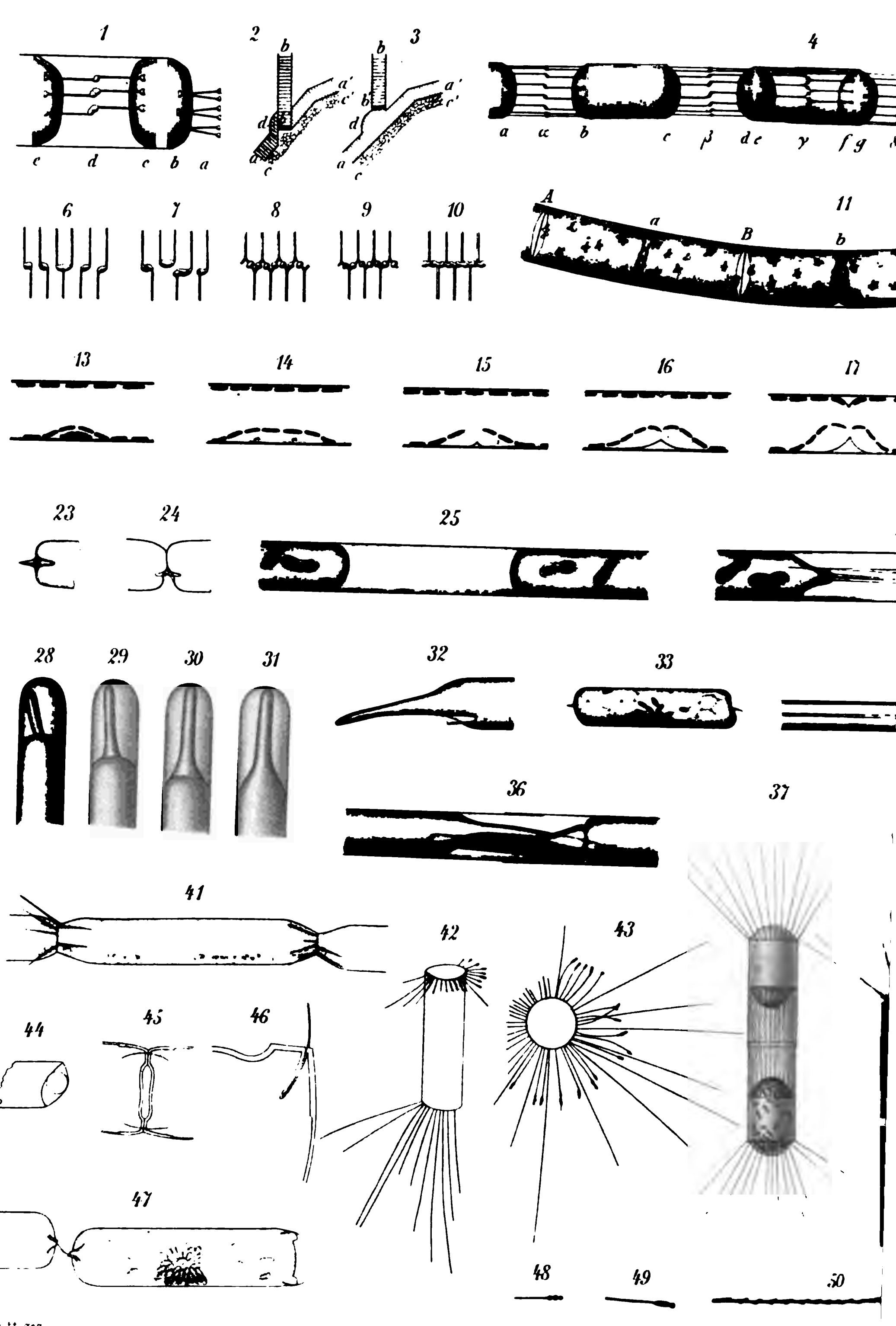
Abwägung der Wahrscheinlichkeit.

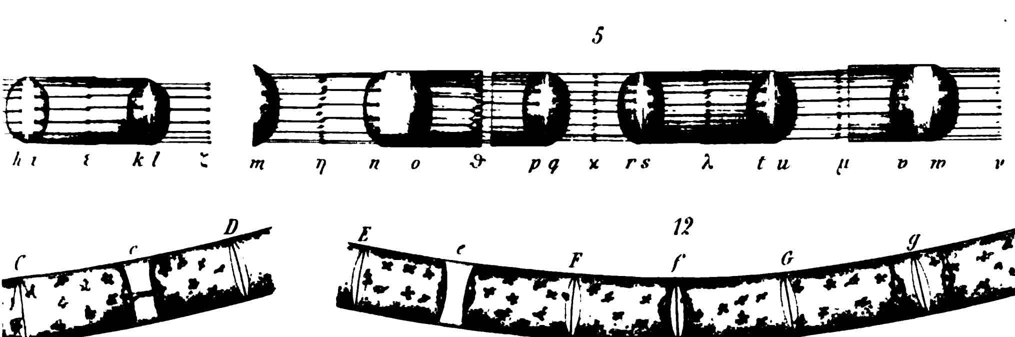
Welche von diesen Möglichkeiten ist nun die wahrscheinlichste? Karsten scheint nur die eine von ihnen überhaupt zu kennen, und diese (No. I) erklärt er ohne Bedenklichkeit für die unbedingt richtige, ja er hält sie sogar für einen unwiderleglichen Beweis für die Nichtexistenz des Aussenplasmas (das selbst in der Hälfte der Erklärungsmöglichkeiten dieser selben Thatsache eine hervorragende Rolle spielt). Mir scheint aber, dass die Frage nicht so einfach aus dem Handgelenk zu entscheiden ist, sondern eine sorgfältige Abwägung der Gründe erfordert.

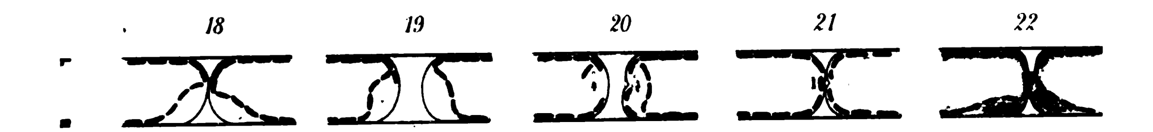
I. Erklärung. Es ist wenig damit gethan, einfach zu behaupten, dass die Stäbchen intercalar wachsen, denn das Wachsthumsproblem ist damit nicht im Geringsten gelöst. Man versuche nur, sich genau vorzustellen, wie denn dieser Wachsthumsprocess eigentlich verlaufen soll, und man wird sofort auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten stossen.

Bevor ich zu der theoretischen Betrachtung schreite, möchte ich noch einige anatomische Details erwähnen, die für die Erklärung von Interesse sind. Erstens die Stäbchen sitzen nicht direct mit ihrer Cylinderfläche auf der Schale, sondern auf einem kleinen Knopf oder Hügel (Fig. 1, *b*, *c*, *e*, Taf. XII). Zweitens die Stäbchen sind nicht vollkommen gleichmässige Cylinder, sondern sie sind etwas uneben, knotig. Ich habe alle Uebergänge gesehen von rein cylindrischen zu solchen, die aus lauter Perlen zusammengesetzt zu sein schienen. Drittens habe ich als Abnormität Zwillingsstäbchen gesehen, die beide von einem Wurzelpunkt ausgingen. (Vergl. die Stäbchen der äusseren Schale von Fig. 1*a* Taf. XII.)

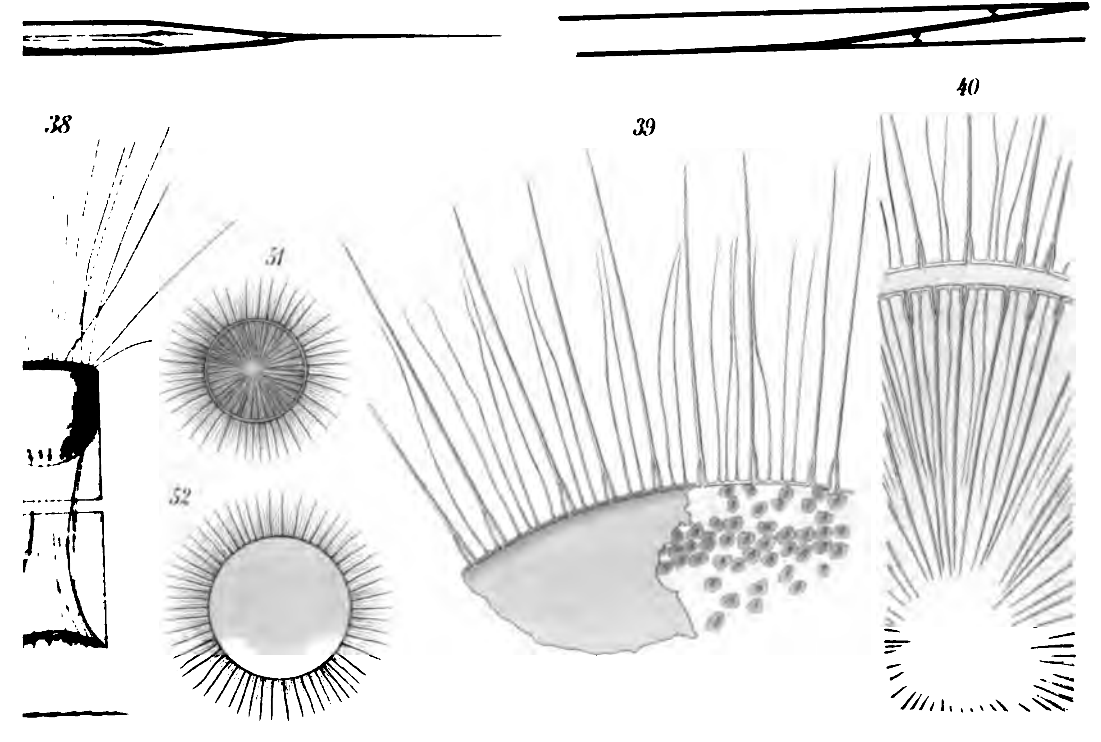
a) Der denkbar einfachste Vorgang des Nachschiebens würde es wohl sein, wenn in der Schale Poren von dem Durchmesser der Stäbe sich fänden, und wenn die Stäbchen in diesen steckten. Die Grundfläche derselben wäre dann in directer Berührung mit dem Innenplasma, dieses könnte an der freien Oberfläche der Stäbchen


1
2
3
4
6
7
8
9
10
11
13
14
15
16
17
23
24
25
28
29
30
31
32
33
36
37
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50


5
h
i
k
l
m
n
o
p
q
x
r
s
t
u
v
w
C
c
D
E
e
F
f
G
g
H
12


18
19
20
21
22


27


34
35
38
39
40
51
52

neue Membransubstanz ausscheiden und die Stäbchen dann, entsprechend dem fortschreitenden Längenwachsthum derselben, nach aussen vorschieben. Dieses Wachsthum wäre nur in Bezug auf die Gesammtzelle als ein intercalares zu bezeichnen, während es in Bezug auf das einzelne Stäbchen als Endwachsthum gelten müsste. Fig. 2 Taf. XII stellt diesen Vorgang schematisch dar. *a a'* ist ein Stückchen der Schale im optischen Längsschnitt, *b b'* das in dem Porus steckende Kieselstäbchen, *d* der Membranwulst, aus dem das Stäbchen hervorkommt; *c c'* der Plasmakörper, durch die Punkte unter *b'* ist die Ausscheidungszone neuer Membransubstanz markirt.

Mit dieser Erklärung ist die Knotigkeit, die ich an vielen Stäbchen gefunden habe, nicht gut vereinbar. Ferner ist das Zustandekommen der Zwillingsstäbchen, auf die ich oben ebenfalls hingewiesen habe, auf diese Weise nicht zu erklären.

b) Der eigentliche Typus des intercalaren Wachsthums wäre gegeben, wenn die Stäbchen nicht in Poren der Membran steckten, sondern mit der Membran organisch verbunden wären und aus der Membran durch Verdickung selbst hervorgingen.

Dies wird wohl der Fall sein, den Karsten im Auge gehabt hat. In diesem Falle muss das Plasma schon innerhalb der Membran, und zwar gerade unterhalb der Stäbchenbasis, die für den Bau der Stäbchen nöthige Substanz als flüssige, diffusible Substanz ausscheiden, und diese muss dann durch die Membran in spitzem Winkel hindurch diffundiren und zwar in eng umgrenzter Bahn, ohne sich seitlich auszubreiten, und dann an der Basis der Stäbchen unlösbar werden, die Stäbchen dadurch verlängernd und den fertigen Theil der Stäbchen vor sich herschiebend. Diesen Vorgang stellt Fig. 3 Taf. XII schematisch dar. Die punktirte Zone an der Basis des Stäbchens ist die Stelle, an der die Ausscheidung neuer Substanz stattfindet = die intercalare Wachsthumszone.

An eine richtende Fernwirkung des Plasmas auf den Diffusionsstrom durch die Membran hindurch vermag ich nicht zu glauben. Die richtende Thätigkeit des Plasmas auf den Strom der diffundirenden Substanz muss meiner Meinung nach aufhören, sobald der Strom das Plasma verlassen hat. Von da ab folgt er den einfachen physikalischen Gesetzen, insbesondere sind die Diffusionsgesetze maassgebend.

Für das Zustandekommen ähnlicher Ausscheidungen bei den Peridineen habe ich gezeigt[1]), dass der von einem Punkt aus durch die Membran gehende Diffusionsstrom sich strahlig ausbreiten müsste und auf der Aussenseite wohl einen Hügel, aber keinen Stab mit senkrechten Wänden, noch viel weniger einen schief in spitzem Winkel ausgerichteten Stab erzeugen könnte; es sei denn, dass die Structur der Membran so eigenthümlich beschaffen ist, dass flüssige Substanz durch dieselbe nur in senkrechter Richtung hindurchdiffundiren kann. Bei *Sceletonema* müsste dies sogar in einem ganz bestimmten, spitzen Winkel stattfinden. Das ist schon sehr unwahrscheinlich. Dieser eigenthümliche innere Aufbau der Membran muss sich auch auf die Verdickungsschichten fortsetzen. Für den einfacheren Fall der senkrechten Stacheln habe ich in den optischen Elasticitätsverhältnissen für Peridineenmembranen noch einen directen Grund gegen diese Annahme gefunden. Ob derselbe auch für Diatomeenmembranen gilt, ist noch nicht untersucht, und speciell für die Verhältnisse von *Sceletonema* dürfte schon wegen der geringen Dimensionen der Beweis schwierig zu erbringen sein. Aber auch ohne ihn ist diese Annahme von Stofftransport schon unwahrscheinlich genug. Dazu kommt noch die Schwierigkeit, die Umwandlung der bis dahin als flüssig anzunehmenden Membransubstanz in die unlösliche, kieselhaltige Cellulose zu erklären. Auch das erschwert noch die Erklärung, dass dieser hypothetische Umwandlungsprocess aus der flüssigen in die feste Membransubstanz nicht, wie bei den Peridineen, an der Oberfläche, wo sich die physikalischen Verhältnisse durch Hinzutreten des Salzwassers ändern, vor sich gehen soll, sondern in einer intercalaren Zone, wo die Verhältnisse für die Umwandlung nicht günstiger liegen, als sie vorher auf dem Diffusionswege auch schon lagen.

Dieser ganze Vorgang des intercalaren Wachsthums der Kieselstäbchen verlangt zu seiner Erklärung eine solche Menge so unwahrscheinlicher Annahmen, dass er selber sehr unwahrscheinlich wird, und dass eine andere, bessere Erklärung des Stäbchenwachsthums sehr erwünscht wäre.

Gegen diese Wachsthumserklärung sprechen noch andere Gründe:

Die vorhin erwähnten Zwillingsbildungen der Stäbchen dürften schwer mit der Annahme des Wachsthums durch intercalares Nach-

1) Jahrb. f. wiss. Botan. 1899, Sep. p. 11, Fig. 1—3 Taf. VI.

schieben von innen vereinbar sein. Ich fasse die seltene Zwillingsbildung als einen extremen Fall einer anderen Bildung auf, die sich sehr häufig findet, nämlich die Gabelung der Stäbchen an den Enden, dort wo sie mit den Stäbchen der anderen Zelle zusammenstossen. γ und ϑ in Fig. 4—5 und Fig. 8—9, Taf. XII, geben hierfür Beispiele. Wenn eine solche Gabelung durch intercalares Wachsthum entstehen soll, so müssen die Gabelenden zuerst entstanden sein und zwar in schiefer Richtung zur Längsachse. Dann müssen die beiden Ausscheidungsstellen der beiden Gabelenden an der Schale nach und nach ihren Ort wechseln, sich mehr und mehr nähern, schliesslich zusammenfallen und dann einen einzigen Stab bilden. Auch die Ausscheidungsrichtung muss sich dabei ändern: mit dem Verschmelzen der Gabelenden muss sie aus der schiefen Lage in die Längsrichtung übergehen. Wie soll der Diffusionsstrom, der zur Ausscheidung der Stäbchen führt, dazu kommen, Ort und Richtung zu wechseln? Da diese Erklärung das Wachsthum beeinflussendes, äusserliches Plasma ausschliesst, und da eine Fernwirkung auf den Diffusionsstrom durch die Membran hindurch ausgeschlossen ist, so setzen die Veränderungen in der Ausscheidung eine Veränderung nicht nur des Ausscheidungsortes des Innenplasmas, sondern auch in der Constitution der die ausgeschiedenen Stoffe leitenden Membran voraus. Das widerspricht aber aller Wahrscheinlichkeit.

II. Erklärung. Viel leichter und einfacher liesse sich das intercalare Wachsthum schon erklären, wenn sich Plasma in unmittelbarer Berührung mit der wachsenden Intercalarzone befände. Die Ausscheidung neuer Substanz in der Intercalarzone würde dann nur ähnliche Schwierigkeiten haben, wie die Ausscheidung einer centripetalen Wandverdickung in unmittelbarer Berührung mit dem Innenplasma. Das Vorhandensein von Aussenplasma wäre also nicht nur mit dem intercalaren Wachsthum vereinbar, sondern es würde sogar eine viel bessere Erklärung für das Zustandekommen desselben geben. Nun vergleiche man damit, dass George Karsten auf Grund dieses unbewiesenen und unwahrscheinlichen, von ihm aber als sicher bewiesen hingestellten, intercalaren Wachsthums die „Nichtexistenz" von membranbauendem Aussenplasma für unwiderleglich bewiesen erklärt!

III. Erklärung. Von der Oberfläche des Innenplasmas unmittelbar unter den Stäbchen werden die Bildungssubstanzen für die Stäbchen ausgeschieden, etwa in Form eines flüssigen Kohlen-

hydrates und einer kieselsäurehaltigen Verbindung. Sie müssen nicht nur flüssig, sondern auch diffusibel sein, was namentlich für Kieselsäure erschwerend ins Gewicht fällt, sie müssen dann schief durch die Schalenmembran hindurch diffundiren, dann in gerader Richtung in die Stäbchen hineinwandern und darin sich vereinigend die unlösliche mit Kieselsäure sehr stark imprägnirte Cellulose der Diatomeenmembranen bilden. Von der vorigen Erklärung unterscheidet sich dieser Process nur dadurch, dass die Stoffumsetzung nicht in einer basalen, intercalaren Zone vor sich geht, sondern gleichmässig über die ganze Länge des Stabes vertheilt ist, also bis zu einem gewissen Grade dem allgemeinen Flächenwachsthum anderer Zellmembranen entspricht, nur mit dem Unterschiede, dass die wachsenden Flächen sonst in unmittelbarer Berührung mit dem den Stoff liefernden Innenplasma stehen, während hier Stoffausscheidung und Stoffablagerung weit von einander getrennt sind. Eine Dehnung der ablagernden Membran durch das Plasma ist darum ausgeschlossen.

Die Schwierigkeiten dieser Erklärung III sind von derselben Art wie für Erklärung Ib, nur noch etwas grösser. Auf diesen kleinen Unterschied kann es bei der grossen Unwahrscheinlichkeit von Ib auch nicht mehr ankommen.

IV. Erklärung. Die Stäbchen wachsen wie in III der ganzen Länge nach gleichmässig, aber sie sind dabei mit einem dünnen Plasmamantel überzogen. Dieser besorgt Ausscheidung und Ablagerung in unmittelbarer Berührung mit der wachsenden Stelle. Den Vorgang mag man sich ähnlich so vorstellen, wie den des Flächenwachsthums von Membranen unter der directen Berührung des Innenplasmas, nur tritt hier an Stelle des Innenplasmas das Aussenplasma. Erschwerend ist aber, dass eine Dehnung der Stäbchen durch das Plasma als Vorbedingung des Wachsthums nicht anzunehmen ist. Wenn auch nicht viel für diese Erklärung anzuführen ist, so ist doch anzuerkennen, dass die Schwierigkeiten der Erklärung sehr viel weniger ins Gewicht fallen als für III; man würde also, wenn man nur die Wahl hätte zwischen III und IV, die letztere, d. h. diejenige, welche das Aussenplasma zu Hülfe nimmt, der ersteren noch vorziehen müssen.

V. Erklärung. Die Stäbchen wachsen weder intercalar, noch in der ganzen Länge, sondern nur an der Spitze, dort, wo sie mit den Stäbchen der Nachbarzelle zusammenstossen. Die Ausscheidung und Leitung der auch hier geforderten flüssigen, diffusiblen Bildungs-

stoffe geschieht vom Innenplasma wie in Ib und III, nur die Ablagerung ist noch etwas weiter entfernt vom ausscheidenden Plasma. Alle Gründe, die gegen I und III sprechen, sind auch gegen V geltend zu machen, besondere Gründe für dieselbe sind theoretisch nicht zu erheben; alle drei sind so unwahrscheinlich, dass es sich nicht lohnt, zu fragen, welche von ihnen die grösste und welche die geringste Wahrscheinlichkeit hat.

VI. Erklärung. Wenn Aussenplasma bis zur Spitze vordringt, so kann es hier ebensogut Ausscheidung und Ablagerung von Membransubstanz, also Spitzenwachsthum besorgen, wie es in Erklärung II und IV intercalares oder Flächenwachsthum bedingen konnte. Die Wahrscheinlichkeit ist also weder viel kleiner, noch viel grösser als für II und IV, und jedenfalls grösser als für V.

Experimentalprüfung der Wahrscheinlichkeit. Die theoretische Prüfung der Wahrscheinlichkeit auf Grund der bis jetzt bekannten Thatsachen ergab, dass von den Fällen I, III, V keinem ein sonderliches Uebergewicht zuzuerkennen ist über die beiden anderen. Ebenso verhält es sich beim Vergleichen der Fälle II, IV und VI unter sich. Dagegen ist II wahrscheinlicher als I, IV wahrscheinlicher als III, VI wahrscheinlicher als V. Jede Erklärung der zweiten Gruppe würde also jeder der ersten Gruppe als wahrscheinlicher vorzuziehen sein. Jede der drei erwähnten Hauptwachsthumsformen würde sich also leichter auf das Aussenplasma, als auf Innenplasma zurückführen lassen, es ist also unstatthaft, das Auftreten von einer dieser Formen als Beweis für die Nichtexistenz des Aussenplasmas auszugeben.

Ein Versuch zwischen den drei Wachsthumsformen (intercalares, Flächen- und Spitzenwachsthum) eine experimentelle Entscheidung zu fällen, ergab folgende Resultate: Findet das Wachsthum der Stäbchen an einer eng umschriebenen Stelle statt, so repäsentirt diese im Vergleich zu den anderen einen unfertigen Zustand. Man kann annehmen, dass die Membran in der wachsenden Zone, während sie noch in der Ausbildung ist, ihre definitive Festigkeit noch nicht erlangt hat. Hier ist also ein locus minoris resistentiae gegen mechanische Angriffe zu erwarten. Diese schwächste Stelle wird sich bei intercalarem Wachsthum an der Basis der Stäbchen dicht an der Schale finden, bei Spitzenwachsthum an der Verknüpfungsstelle der aufeinanderstossenden Stäbchen benachbarter Zellen, und bei Flächenwachsthum wird sich keine solche Stelle finden. Bei mechanischen Insulten werden die Ketten an diesen schwächsten

Stellen zerbrechen, bei Intercalarwachsthum also an der Basis der Stäbchen, bei Spitzenwachsthum an der Spitze der Stäbchen, bei Flächenwachsthum wird sich keine bevorzugte Bruchstelle finden. Dies lässt sich experimentell entscheiden.

Sceletonema-haltige Flüssigkeit wurde heftig geschüttelt, und dadurch wurden zu den alten zahlreiche neue Bruchstellen an den Ketten erzeugt. Die Bruchstellen wurden mikroskopisch untersucht. Durch Anwendung eines sog. beweglichen Objecttisches wurde dafür gesorgt, dass nicht dieselbe Bruchstelle zweimal zur Untersuchung kam. Für die unter dem Gesichtsfeld vorbeipassirenden Bruchstellen wurde notirt, ob sie auf die Basis der Stäbchen oder auf das Ende derselben (d. h. auf die kleinen Knötchen, wo die Stäbchen benachbarter Zellen zusammenstossen) oder zwischen beide, oder endlich auf irgend eine andere Stelle der Zelle fiel. Dabei entfielen auf 201 Bruchstellen:

2 Bruchstellen an der Basis der Stäbchen,
49 Bruchstellen an den Enden der Stäbchen,
8 Bruchstellen zwischen Basis und Enden der Stäbchen,
142 Bruchstellen waren durch Auseinanderweichen der Gürtelbänder entstanden.

Der Zusammenhalt der Stäbchen ist hiernach bedeutend grösser als derjenige der Gürtelbänder. Vergleichen wir die Stäbchenbruchstellen unter sich, so kommen

3,4% Bruchstellen auf die Basis der Stäbchen (entsprechend der Erklärung I—II),

13,5% mittlere Bruchstellen (entsprechend Erklärung III—IV),

83,1% Bruchstellen auf die Enden der Stäbchen (entsprechend der Erklärung V—VI).

Das Vorhandensein eines locus minoris resistentiae ist hiermit mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesen. Damit fällt die Erklärung III—IV, d. h. gleichmässiges Längenwachsthum der Stäbchen. Die quantitative Prüfung der Wahrscheinlichkeit spricht mit erdrückendem Uebergewicht für die Lage des Ortes am Ende der Stäbchen, während die Wahrscheinlichkeit für dessen Lage an der Basis nur verschwindend klein zu nennen ist. Letztere allein würde für Intercalarwachsthum sprechen, und für dieses wurde vorhin schon nachgewiesen, dass es viel leichter durch Thätigkeit von Aussenplasma als durch Nachschub von innen erklärt werden kann. Von allen besprochenen Möglichkeiten ergiebt sich demnach die

durch intercalaren Nachschub, von der nach Karsten „leicht ersichtlich“ ist, dass sie die einzig richtige ist, als die allerunwahrscheinlichste.

II. Simultan gebildete Wandverdickung.

1. Besitzen die Kieselstäbchen überhaupt Längenwachsthum?

Bis dahin habe ich mich auf Karsten's Standpunkt gestellt, indem ich annahm, dass das Längenwachsthum der Stäbchen sicher gestellt sei, und ich habe von diesem Standpunkt aus bewiesen, dass Karsten nicht das Recht hatte, auf Grund des objectiven Thatbestandes als einfach selbstverständlich zu behaupten, dass bei *Sceletonema* das Wachsthum durch intercalaren Nachschub stattfände. Ich habe mich auf diesen Standpunkt gestellt, nicht um nachzuweisen, dass Karsten auch von seinem Standpunkt aus zu seiner Behauptung nicht berechtigt war (denn darauf hatte ich früher schon hingewiesen), sondern weil ich damit Gelegenheit erhielt, die Frage nach dem intercalaren Dickenwachsthum durch Nachschieben von innen heraus hier etwas näher zu beleuchten. Dieses hat ein allgemeineres Interesse, weil durch missbräuchliche Anwendung der Behauptung Schaden gestiftet werden kann. Es sieht wie eine schöne Erklärung aus, wenn man spricht von „intercalarem Nachschub“, es muss aber klar gestellt werden, wie man sich den Verlauf dieses Processes vorstellen soll, weil sonst die schöne Erklärung nichts weiter giebt, als leere Worte, die nur besseren Erklärungen im Wege stehen.

G. Karsten stellt es als sicher bewiesen hin, dass nicht nur das Längenwachsthum der Stäbchen vorhanden sei, sondern auch, dass dieses intercalar sei[1]). Die Haltlosigkeit der letzten Behauptung habe ich schon dargelegt; ich wende mich nun zu der Prüfung der Frage: womit ist es bewiesen, dass überhaupt ein Längenwachsthum der Stäbchen stattfindet?

Zuverlässige Angaben, dass der Vorgang unter dem Mikroskop direct beobachtet sei, sind mir nicht bekannt. Karsten stützt sich, wie mir scheint, mit seiner Behauptung nur auf einen von ihm selbst gebrachten Beweis[2]), und dieser ergiebt sich bei genauerer Prüfung, so überzeugungstreu er auch als sicher bewiesen vorgetragen wird[1]), doch nur als Karsten's subjective Meinung.

1) Botan. Zeitung 1899, p. 332.

2) G. Karsten, Die Formänderungen von *Sceletonema*. Wissenschaftl. Meeresuntersuch. Herg. v. d. Kommiss. z. w. Unters. d. d. Meere in Kiel 1898, p. 8 unten.

Karsten führt den Beweis in folgender Weise: auf Grund der Beobachtung, dass die von den Kieselstäbchen gebildeten Internodien[1]) der *Sceletonema*-Ketten in stehendem Wasser kürzer sind, als in bewegtem Wasser, lässt er *Sceletonema*-haltiges Wasser ca. 7 Wochen lang ruhig stehen (Ruhekultur $= R$), dann nimmt er eine Kette von *Sceletonema* heraus und zeichnet sie. Die Internodien dieser Kette sind sämmtlich in der Ruhekultur gebildet, ihre Länge, nach Karsten's Zeichnung gemessen, beträgt in μ

$R = 0{,}7,\ 1{,}1,\ 0{,}6,\ 0{,}9,\ 1{,}0,\ 0{,}0,\ 0{,}6,\ 0{,}6,\ 1{,}2,\ 0{,}6,\ 1{,}6,\ 0{,}5,\ 1{,}0,$

sie schwankt also zwischen 0 und 1,6 μ.

Nun kultivirt er einen Theil dieses *Sceletonema*-Materials noch vier Tage weiter unter stetem Umrühren (Bewegungskultur $= B$). Von dieser nimmt er wieder eine Kette heraus und zeichnet sie. Ein Vergleich der nebeneinander gestellten Zeichnungen zeigt, dass die während der Bewegung neu gebildeten Internodien länger sind als die aus der Ruhezeit übernommenen. Die letzteren haben (wieder nach Karsten's Zeichnung gemessen) folgende Längen:

$$B = 2{,}5,\ 2{,}0,\ 1{,}8,\ 1{,}6,\ 0{,}9,\ 0{,}7,\ 1{,}8,\ 1{,}8\ \mu,$$

sie schwanken also zwischen 0,7 und 2,5 μ.

Es fragt sich nun: berechtigt dieser Befund zu dem Schluss, dass auch die alten Internodien noch ein nachträgliches Längenwachsthum erlitten haben. Karsten erklärt den Beweis einfach für erbracht. Glücklicher Weise ist es möglich, die von Karsten unterlassene Kritik noch nachzuholen und zwar an Karsten's eigenem Beobachtungsmaterial.

Der Längenunterschied der Internodien der beiden von Karsten gezeichneten Ketten ist minimal. Das kürzeste Internodium der einen Kette übertrifft das kürzeste der anderen Kette um 0,9 μ, das längste der einen Kette übertrifft das längste der andern ebenfalls um 0,9 μ. Der Unterschied von 0,9 μ ist so gering, dass man vorsichtig mit den Schlüssen sein sollte, selbst wenn beiden Zeichnungen dieselbe Kette zu Grunde gelegen hätte. Karsten hat aber nicht aufeinander folgende Stufen derselben Kette, sondern verschiedene Ketten gezeichnet. Karsten vernachlässigt die individuellen Unterschiede bei seinem Experimentalbeweis. Er sagt nur von den *Sceletonema* der Ruhekultur, dass „deren Aus-

1) Die von den Schalen begrenzten, mit Plasma erfüllten Räume vergleiche ich, um eine bequeme Bezeichnungsweise zu gewinnen, mit Knoten, und die von dem Kieselstäbchen umschlossenen als Internodien.

sehen der Fig. 3 glich". Das ist aber so ungenau und allgemein gesagt, dass es gar keinen Anhalt für die Beurtheilung der individuellen Schwankungen giebt. Dass solche vorhanden sind, kann Karsten nicht entgangen sein. Die verschiedenen Internodien der von Karsten selbst gezeichneten Kette schwanken ja schon um 1,6 μ, also um fast das Doppelte des vermeintlichen Zuwachses, und da nur wenige Zellen gezeichnet sind, so ist anzunehmen, dass die grösste Amplitude damit noch nicht gegeben ist. Es schwanken aber nicht nur die Internodien der Ketten unter sich, sondern auch die ganzen Ketten zeigen individuelle Unterschiede der Internodien, die grösser sind als die vermeintliche Zuwachsgrösse.

Als Beweis wähle ich zwei Ketten aus, die einer Kultur, die Karsten unter denselben Bedingungen und fast zur gleichen Zeit wie die für den erwähnten Beweis benutzte, kultivirt und zu anderem Zweck gemessen hat. Die Längen der in der Ruhe gebildeten Internodien waren nach Karsten's Messung von einer Kette:

$P^1 = 3, 2, 1, 2, 2, 2, 3, 2, 1, 2, 2, 1, 1, 2, 3, 2, 2, 1, 1\ \mu$,

von einer zweiten Kette derselben Kultur:

$P^2 = 1/2, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 1, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 1, 1/2, 2, 1, 1, 1, 2, 1, 1, 1/2, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 0, 0, 1, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 1, 1, 1/2, 1, 1/2, 1, 0, 0, 0, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 1/2, 1, 1/2, 1, 1, 1, 1\ \mu$.

Vergleichen wir die individuellen Unterschiede der Internodien dieser beiden Ketten unter sich und mit denen der beiden vorhin erwähnten (R und B), so ergiebt sich:

Länge der Stäbchen.

Unterschied in derselben Kette:
- $R = 1{,}6\ \mu$ Ruhekultur,
- $B = 1{,}6\ \mu$ Bewegungskultur,
- $P^1 = 2\ \mu$, $P^2 = 2\ \mu$ Ketten aus derselben ruhenden Vergleichkultur.

Grenzwerthe: $R = 0 - 1{,}6\ \mu$ | $B = 0{,}9 - 2{,}5\ \mu$, $P^1 = 0 - 2\ \mu$ | $P^2 = 1 - 3\ \mu$.

Unterschied der kleinsten Werthe: $R - B = 0{,}9\ \mu$ zwischen Ruhe und Bewegung, $P^1 - P^2 = 1\ \mu$ beide in Ruhe.

Unterschied der grössten Werthe: $R - B = 0{,}9\ \mu$ Ruhe und Bewegung, $P^1 - P^2 = 1\ \mu$ beide in Ruhe.

Die absoluten Werthe von R entsprechen denen von P^1, die von B denen von P^2. Die Unterschiede von $R—B$ entsprechen

denen von P^1—P^2. Der Unterschied von P^1—P^2 ist sicher individuell, warum soll der von R—B nun, wie Karsten behauptet, Zuwachs sein? Es liegt kein Grund vor, den Unterschied von R—B für etwas anderes zu halten. Einen wirklichen Beweis für den nachträglichen Zuwachs hat Karsten also durch obigen Versuch nicht erbracht. Durch das Nebeneinanderstellen von Abbildungen von je einer Kette aus jeder Kultur bringt er nur einen Scheinbeweis zu Stande, der den nicht nachprüfenden Leser veranlasst, individuelle Unterschiede für Zuwachs zu halten.

2. Internodiale Membranhöschen.

Karsten's Behauptung über das Zustandekommen der Stäbchen glaube ich auf einen anatomischen und einen entwickelungsgeschichtlichen Irrthum zurückführen zu können. Der anatomische Irrthum besteht darin, dass er die von mir 1892[1]) beiläufig erwähnten, zusammenhängenden Häutchen, die sich wie feine Höschen über die mit Kieselstäbchen versteiften Internodien hinschieben, nicht erkannt hat. Diese Höschen sind sehr zart; es ist darum nicht wunderbar, dass sie lange der Beobachtung entgangen sind. Karsten hätte es schon leichter gehabt, sie zu sehen, da zu seiner Zeit schon auf ihre Existenz von mir hingewiesen war. Dass er, wie er selbst sagt[2]), sich „vergeblich bemüht hat, eine solche Membran nachzuweisen", ist bedauerlich, aber die Schuld liegt weder an mir noch an der *Sceletonema*; sie sind vorhanden und verlangen nur etwas genaue Beobachtung, um gesehen zu werden. Karsten hätte auf Grund seines negativen Befundes meinen positiven wohl anzweifeln können, doch kann er nicht verlangen, dass sein negativer Befund mehr Beweiskraft hat als der positive eines anderen Beobachters. Es ist darum wohl nicht ganz gerechtfertigt, wenn er seine subjective Meinung von der Nichtexistenz der Membran der positiven Behauptung eines Anderen gegenüber als bewiesene Thatsache hinstellt.

Auch sein Beweismittel muss ich beanstanden. Karsten lässt, um die Nichtexistenz der Häutchen zu beweisen, die Ketten ein-

1) F. Schütt, Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel u. Leipzig 1893, p. 23, u. in Hensen, Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. I. A. Reisebeschreibung, 1892, p. 261.

2) G. Karsten, Die Formänderungen von *Sceletonema costatum* in Wissensch. Meeresunters., herausg. v. d. Commission z. w. Unters. d. d. Meere in Kiel u. d. Biol. Anst. auf Helgoland. Neue Folge, III. Bd. Abth. Kiel 1898, p. 7.

trocknen. Die Trockenbeobachtung ist ein altbewährtes Mittel bei der Diatomeenuntersuchung, aber dieses muss mit Kritik angewandt werden. Die Structuren der kräftigen Schalen, namentlich der Grunddiatomeen werden dadurch vielfach deutlicher, aber die zarteren Membranen vieler Planktondiatomeen fallen beim Eintrocknen zusammen und werden dadurch oft bis zur Unkenntlichkeit entstellt. Die zarten Internodialhöschen von *Sceletonema* werden dadurch fast unsichtbar. Ich kann sie zwar auch noch in diesem Zustande an kleinen Faltenbildungen oder sonstigen Unregelmässigkeiten stellenweise erkennen, aber dazu gehört ausserordentlich genaue Beobachtung. Will man das feine Häutchen deutlicher machen, als es von Natur schon ist, so empfiehlt es sich, ein anderes Mittel anzuwenden: Färbung mit Hämatoxylin und Beobachtung in Wasser.

An der Stelle, wo ich die Höschen zuerst erwähnte, handelte es sich für mich nur um ihre biologische Bedeutung; Morphologie und Entwickelungsgeschichte behandelte ich damals nicht und muss darum noch manches nachtragen. Nicht jedes Internodium ist mit den Höschen versehen, sondern gewöhnlich nur jedes zweite. Bei manchen Internodien findet sich nur ein halbes, bei noch anderen zwei halbe, die durch einen Ringspalt getrennt sind.

Um die Entstehung der Höschen zu verstehen, muss man die Zelltheilung verfolgen. Auch über diese scheint mir Karsten irrige Anschauungen zu haben. Er zeichnet eine Zelle von ca. 14 μ[1]) und sagt dazu: „die Zellen erreichen nur in seltenen Fällen eine so beträchtliche Länge; es pflegt schon vorher der Zerfall in zwei Tochterzellen einzutreten.“ Dem muss ich widersprechen. Die Ausbildung der langen Gürtelbänder, die Karsten für etwas Ungewöhnliches hält, erscheint mir als der durchaus normale Zustand, den jede normale Zelle vor jeder normalen Zelltheilung zu erreichen pflegt. Ich muss diesen Umstand betonen, weil er von Wichtigkeit für die Wachsthumstheorie ist. Theilten sich in Ketten mit langen Internodien die Zellen in kurzem Zustand, wie Karsten behauptet, so würde dies auf Längenwachsthum der Stäbchen deuten und dieses würde wieder eine ganz andere Erklärung der Membranbildung nöthig machen, als wenn die Zellen sich in dem langen Zustande theilen.

1) Vergl. hierzu Karstens Tafel I Fig. 1—2 mit meiner Abbildung Taf. XII Fig. 4—5.

Ein Blick auf die Fig. 4—5 Taf. XII lehrt, dass die erwähnten Internodialhöschen nichts weiter sind, als die Gürtelbänder je einer Mutterzelle, welche noch lange nach der Zelltheilung die zwei Tochterzellen mitsammt der langen internodialen Kieselstäbchen umschliessen.

3. Zelltheilung und Stäbchenbildung.

Der Process der Zelltheilung, der Neubildung der Schalen und der Stäbchenkrone lässt sich in seinen wesentlichen Zügen schon aus den Abbildungen 4—5 erschliessen. Ausgangspunkt ist der Jugendzustand der Zelle, wie er sich unmittelbar nach der Zelltheilung zeigt. Diesen Zustand sehen wir in der Doppelzelle *h—l*, welche aus vier Schalen und zwei Gürtelbändern besteht. Die Einzelzellen sind noch ganz kurz. In den Zellen *n—q* ist der Process schon weiter vorgeschritten. Die Zelle *p—q* ist noch nicht verändert, die Zelle *n—o* ist gewachsen, indem die beiden Schalen sich weiter von einander geschoben haben. Da die benachbarten Schalen der Schwesterzellen durch die Stäbchen in unveränderlicher Entfernung gehalten werden, so ist eine Folge des Wachsthums der Zelle *n—o* das Auseinanderschieben der Gürtelbänder zwischen *o—p* und Entstehung des Ringspaltes bei ϑ zwischen den Höschen. *v—w* ist eine einzelne Zelle in demselben Zustande wie *n—o*, ihre Schwesterzelle ist durch die inzwischen eingetretenen Zelltheilungen weit entfernt, indem sich *u—t*, *s—r*, *q—p* u. s. w. zwischen sie eingeschoben haben. Dieses erklärt das Vorkommen der vorhin erwähnten Internodien mit einem halben Höschen. Das Fehlen der Höschen an jedem zweiten Internodium erklärt sich einfach aus dem Theilungsmodus: die Höschen als Gürtelbänder sind immer zwischen den verschiedenalterigen Schalen ausgespannt und überspannen die gleichalterigen nur im Jugendzustand.

Zelle *v—w* wächst nun weiter, indem die Schalen weiter von einander entfernt werden und zugleich das zweite Gürtelband in dem ersten ausgebildet wird. Zelle *b—c* in Fig. 4 zeigt den fast ausgewachsenen Zustand einer Zelle. Nun tritt die Theilung ein.

Die Kerntheilung und Theilung des Plasmas bieten hier kein Interesse. Desto mehr die nun folgende Volumverminderung. Die Mutterzelle ist grösser als die beiden Tochterzellen, ein Vergleich von *b—c* in Fig. 4 mit *d—g* lehrt, dass das Volumen der Mutterzelle nicht nur den Raum hergiebt für die beiden Tochter-

zellen, sondern auch für den sehr grossen Intercellularraum. Es ist naheliegend, anzunehmen, dass diese Volumverminderung in der Weise vor sich geht, dass die bei der Theilung entstandenen freien Plasmaoberflächen sich alsbald abrunden und neue Schalen ausscheiden, die gleich durch einen ganz kurzen Stäbchenkranz verbunden werden, und dass dann diese neuen, gleichaltrigen Schalen sich unter Wachsthum der Stäbchen auseinanderschieben, bis jede die zu ihr gehörige ältere Schale mit den Rändern berührt, womit dann jede Zelle auf ihr Mindestmaass reducirt ist. Wenn der Vorgang so verliefe, so müsste man nicht bloss die Endstadien, sondern auch die Zwischenstadien finden. Unter Hunderten von Zellen, die ich daraufhin gemustert habe, fand ich kein einziges derartiges Stadium und schliesse daraus, dass der Verkleinerungsprocess anders verläuft.

Bei *Leptocylindrus danicus* und bei *Rhizosolenia setigera* (vergl. Fig. 13—22 und 25—27, Taf. XII), fand ich, dass nach der Zelltheilung eine wesentliche Volumverringerung der Tochterzellen stattfand, indem die freien Plasmaoberflächen sich erst über das Normalmaass von einander entfernten und darauf erst unter Ausgestaltung der definitiven Form die neuen Schalen ausschieden. Alle Anzeichen scheinen mir darauf zu deuten, dass auch bei *Sceletonema* gleich nach der Zelltheilung vor Ausscheidung der Schalen die Volumverringerung auf das Mindestmaass stattfindet.

Nun ist noch die Frage zu entscheiden, ob zuerst die Schalen ausgeschieden und dann erst die Kieselstäbchen ausgebildet werden (succedane Ausbildung), oder ob etwa die Schale mit sammt ihren Anhängen Simultanbildungen sind.

Fände die succedane Ausbildung statt, so müsste man Doppelzellen finden, in denen innerhalb der Gürtelbänder der Mutterzelle schon zwei neue Schalen, aber noch keine Kieselstäbchen ausgebildet sind, und namentlich müsste man, und wahrscheinlich sogar recht reichlich, auf Entwickelungsstufen der Stäbchen stossen; man müsste also Doppelzellen antreffen mit zwei Gürtelbändern und vier Schalen, von denen die jüngeren, inneren mit je einem Kranz von frei endigenden, noch nicht zur gegenseitigen Berührung gekommenen, stachelartigen Stäbchen besetzt sind. Ich habe sehr viele Zellen angesehen und innerhalb der Kieselhöschen immer dort, wo neue Schalen ausgebildet waren, auch stets schon die vollständig bis zur gegenseitigen Berührung fertig gebildeten Stäbchen gefunden, und halte darum die succedane Ausbildung für ausgeschlossen.

Bei succedaner Ausbildung wäre es schwer verständlich, dass immer je zwei von den beiden gegenüberliegenden Schalen ausgehende und einander entgegenwachsende Kieselstäbchen mit einander verwachsen, sobald sie sich an ihren Enden berühren. Noch schwerer verständlich wäre es, dass eine Verwachsung selbst in den nicht seltenen Fällen erzielt wird, wo die Stäbchen etwas gegen einander verschoben sind, so dass sich die Enden, die zur Verwachsung bestimmt sind, einander gar nicht gegenüberstehen. Wären es todte Kieselstäbchen, die mit ihren Endknöpfchen vorwärts geschoben werden, so würden sie, wenn sie nicht absolut genau dieselbe Linie bildeten, sich gar nicht treffen können, also aneinander vorbeiwachsen müssen, ohne sich überhaupt zu berühren. Dass selbst unter diesen erschwerten Umständen mit raffinirter Sicherheit eine Verwachsung erzielt wird, lehrt schon ein Vergleich der wenigen Internodien von Fig. 4—5, Taf. XII.

G. Karsten giebt an, dass in den Fällen, wo die Stäbchen mit ihren Enden nicht aufeinander treffen, diese durch Ringansätze mit einander verbunden werden. Diesen Eindruck hatte auch ich anfangs, genauere Beobachtung belehrte mich jedoch, dass sich die Sache doch etwas anders verhält, und für die Wachsthumserklärung sind gerade diese Details von Interesse. Weichen die Stäbchenenden seitlich nur wenig von einander ab, so wird die Differenz dadurch ausgeglichen, dass die Knötchen etwas vergrössert oder verbreitert werden, bis sie sich seitlich berühren (Fig. 6—7, α β η in Fig. 4—5). Bei grösseren Entfernungen der Stäbchenenden versagt diese Aushülfe und statt ihrer tritt eine andere ein. Die Knötchen werden nicht vergrössert, statt dessen gabelt sich das Stäbchen, bevor sein normales Ende, die Knötchenebene, erreicht ist. Die Gabelenden bilden einen spitzen Winkel mit der Richtung der Stäbchen, dieser Winkel ist sehr verschieden. Trotzdem sind die Gabelenden immer so gerichtet, dass jedes mit einem Gabelende eines schräg gegenüberstehenden Stäbchens zusammentrifft. An der Berührungsstelle findet sich wieder je ein Knötchen (Fig. 8—9, Taf. XII). Fig. 5 Internodium ϑ zeigt diese Gabelung sehr deutlich, ebenso Fig. 4 Int. γ. In δ bilden die Gabeläste fast einen rechten Winkel mit den Stäbchen, die Knötchen kommen dadurch fast zwischen die Stäbchenenden zu stehen. Aehnliche Fälle, namentlich wenn die Knötchen noch vergrössert sind, lassen die Gabelung nur schwer erkennen, und es erscheint dann leicht, als seien die Stäbchenenden, „durch einfache Ringansätze miteinander verbunden“,

doch, glaube ich, werden sich die scheinbaren Ringe auch in extremen Fällen (Fig. 10, Taf. XII) bei genauer Beobachtung noch als Verschmelzungsproduct der Knötchen erkennen lassen.

Die Verschmelzung der Stäbchenenden, namentlich das Ermöglichen der Verschmelzung der nicht aufeinandertreffenden Stäbchenenden, insbesondere die eigenthümliche Gabelung, die so ausserordentlich zweckmässig für den Zweck der Verknüpfung der getrennten Enden ist, scheint mir mit der Annahme, dass die Stäbchen als todte Membranauswüchse, von innen herauswachsend, aus der schon fertigen Schale hervorgeschoben werden, nicht vereinbar zu sein. Wenn die Stäbchen als verkieselte, todte Membranbildungen emporwachsen, so muss wenigstens für das Zusammenfügen mittels des Gabelknötchenapparates die ausgleichende Bauthätigkeit von lebendem Plasma an Ort und Stelle gefordert werden, d. h. es müsste Aussenplasma mit im Spiele sein. Wenn aber die Stäbchen vor der Grundmembran, d. h. der Schale, oder gleichzeitig mit ihr vom Plasma ausgebildet werden, so ist das Aufeinandertreffen der Stäbchenenden nicht zu verwundern. Dem Ausscheiden der verkieselten Membransubstanz wird dann eine Plasmabrücke vorausgehen, und die ganze Masse der Substanz, welche die Stäbchen vorbildet, und wahrscheinlich auch die der Schalen selbst, wird dann fast gleichzeitig den Umwandlungsprocess in die verkieselte Membransubstanz erleiden.

Bisweilen fand ich Doppelzellen, in denen die neuen Schalen und die an ihnen haftenden Stäbchen vorhanden waren, aber trotz Färbung mit Hämatoxylin nur schwach hervortraten, während diejenigen anderer Doppelzellen sehr deutlich waren. Ich bin geneigt, dies so zu deuten, dass bei jenen der Umwandlungsprocess noch nicht vollständig war, während er bei diesen schon vollendet war.

Nimmt man die Erklärung der simultanen Entstehung der Stäbchen als die wahrscheinlichste an, so bleibt doch noch zu entscheiden, ob die bei der Theilung sich bildenden freien Plasmaoberflächen gleich durch feine Plasmafäden, die Vorstadien der Kieselstäbchen, in Verbindung bleiben, oder ob sie sich erst vollständig von einander trennen und nachträglich wieder in Verbindung treten. Diese Frage ist insofern von theoretischem Interesse, als in ersterem Fall die Fäden als intercelluläre Verbindungen, die beiden Zellen gleichmässig angehören, zu betrachten sind, in letzterem Fall aber reguläre, celluläre Verbindungen sind,

indem durch die Mitte der Knötchen die Grenzfläche läuft zwischen dem, was zur einen und dem, was zur anderen Zelle gehört.

Für das letztere spricht das Verhalten der Knötchen in der Mitte der Stäbchen. Die Knötchen, in der Mitte von Bildungen eines intercellulären Plasmastranges ausgebildet, würden als zweckloser Zierrath erscheinen; sind sie aber ein Verkittungsapparat der von beiden Seiten kommenden Stäbchen, so ist nicht nur ihr Auftreten, sondern auch ihr Zweck verständlich. Für die Bedeutung der Knötchen als Verkittungsapparat spricht noch Folgendes: Wären die Knötchen einfache Verdickungen der Stäbchen, so müssten die Stäbchen, wenn überhaupt, so an den dünneren Stellen zerbrechen. Das geschieht aber keineswegs. Der vorhin erwähnte Schüttelversuch zeigte, dass die Mehrzahl der Stäbchen gerade in der Mitte zerbrochen war, und eine genaue Besichtigung ergab dann, dass noch jedes Stäbchenende mit einem halben Knötchen versehen war (Fig. 4 ζ, Fig. 1 α, Taf. XII). Die Bruchfläche geht also mitten durch die Knötchen, also die dicksten Stellen der Stäbchen. Das wäre nicht verständlich, wenn die Knötchen aus homogener Substanz beständen, es ist aber durchaus natürlich, wenn durch die Mitte der Knötchen eine Kittfläche, die weniger widerstandsfähig ist, hindurch geht. Nachdem ich auf diese Frage aufmerksam geworden war, konnte ich auch bei genauester Beobachtung an den Knötchen, namentlich an denen, welche nicht genau aufeinanderstossende Stäbchen verbanden, und darum etwas in die Breite gezogen waren, eine ringförmige Einschnürung erkennen, die ich als den Rand der Kittfläche ansehe (vergl. Fig. 1 bei *d*, Taf. XII).

An dieser Stelle möchte ich noch auf einen Nutzen der Kitteinrichtung für das Leben der Colonie hinweisen. Man findet nicht Ketten von unbegrenzter Länge. Für *Chaetoceras* habe ich nachgewiesen, dass der Zerfall der Ketten nicht rein zufällig ist, sondern dass nach einer gewissen Anzahl von Zelltheilungen Schalen anderer Art gebildet werden, die den Zerfall der Kette in zwei Ketten bedingen. Auch für die Ketten von *Sceletonema* ist die Theilung unbedingt zu fordern, weil Ketten von unbegrenzter Länge nicht lebensfähig wären. Der vorhin erwähnte Schüttelversuch lehrt, dass, wenn die präformirte Bruchstelle, der locus minoris resistentiae, in der Kittfläche nicht gegeben wäre, die Ketten zumeist zwischen den Gürtelbändern zerbrechen würden. Es würde also, ohne diese präformirte Bruchfläche, jede Kettentheilung mit dem Tode einer Zelle bezahlt werden müssen. Dass

diese Gefahr trotzdem noch sehr gross ist, lehrt derselbe Versuch, ich denke aber, dass der Zusammenhalt der Gürtelbänder in der lebenden Zelle wohl etwas grösser sein wird, als im todten Material, und dass dadurch der Ort geringsten Widerstandes von den Gürtelbandgrenzen auf die Knotennaht hinüberrückt. Der scheinbar zwecklose Zierrath in der Mitte der Stäbchen entpuppt sich also bei näherer Betrachtung als ein sehr zweckvoller Apparat, bei dem morphologische, entwickelungsgeschichtliche, physiologische und biologische Verhältnisse in gutem Einklang miteinander stehen.

Ich glaube durch diese Erwägungen zwar nicht mit absoluter Sicherheit bewiesen, aber doch sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, dass die Stäbchen nicht nach der Schale ausgeschieden werden und von dieser aus als todte Auswüchse dann nachträglich in die Länge wachsen, sondern dass sie vor oder mit der Schale entstehen, mit anderen Worten, dass sie nicht succedan, sondern simultan entstandene Wandverdickungen der Schale darstellen. Damit fallen sie aus dem Rahmen der centrifugal wachsenden Membranverdickungen heraus, und alle Erwägungen, die sich auf diese Wachsthumsform beziehen, kommen für die Stäbchen gar nicht in Betracht. Sie können darum auch für die Entscheidung der in einer früheren Arbeit von mir behandelten Frage nach der Betheiligung von Aussenplasma an dem centrifugalen Dickenwachsthum weder in positivem, noch in negativem Sinne in Frage kommen.

B. Plasmatrennung und Membranbildung.

Aus der Vergleichung fixirter Zellen von *Sceletonema* zog ich vorhin den Schluss, dass auf die Zelltheilung nicht gleich die Membranbildung folge, sondern dass erst eine weit gehende Trennung der neu entstandenen plasmatischen Oberflächen einträte, und dass dann die Zellwandverdickungen (die Stäbchen) erst in plasmatischer Masse vorgebildet würden, bevor die eigentliche Membranbildung vor sich gehe. Die äusseren Anhänge der Grundmembran werden darnach zugleich mit oder schon vor der Grundmembran, an der sie später als centrifugale Verdickungen erscheinen, ausgeschieden. Es kann also auch, da die Hervorragungen simultan mit der Membran, auf der sie als Verdickungen erscheinen, gebildet werden, von einem Dickenwachsthum eigentlich gar nicht gesprochen werden, also auch weder von einem centrifugalen,

noch von einem centripetalen. Es wäre wünschenswerth, diesen Schluss, der durch Vergleichung todten Materials gewonnen wurde, durch directe Beobachtung an lebenden Objecten zu controlliren. An *Sceletonema* war mir dies bisher nicht möglich, aber ich kann Lebendbeobachtungen an einigen anderen Objecten anführen, die für die Richtigkeit meines Schlusses sprechen.

Verkittung des Schalenrandes.

Guinardia.

Die Zellen von *Guinardia baltica* (Hensen) sind schwach spiralig gebogene Cylinder (Fig. 11—12, Taf. XII). Die Membran ist sehr zart und nicht stark verkieselt; sie besteht aus zwei Schalen, zwei Gürtelbändern und zahlreichen Zwischenbändern. Der Schalendeckel ist concav eingezogen, wie etwa der Boden einer Weinflasche. Die Zwischenbänder sind ring-schuppenförmig. Der Plasmakörper bildet einen sehr zarten Wandbelag mit Einlagerung von deutlichen, meist ziemlich reich verzweigten Strängen, welche als Führungslinien für die Chromatophoren und Physoden dienen. Die Chromatophoren sind in recht lebenskräftigem Zustande meist unregelmässig sternförmig gelappt; sie verändern diese Form aber sehr leicht, ziehen bei Störungen die Lappen nach und nach ein und erscheinen darum in fixirten Zellen, wenn die Fixirung nicht besonders günstig gelungen, leicht als einfache rundliche Platten. In der Mitte birgt jedes Chromatophor ein Pyrenoid. Der Kern ist in den alten Zellen in der Mitte der Zelle an Plasmasträngen aufgehängt, an jungen Zellen ist er in der Nähe der jüngeren Schale aufgehängt, und in ganz jungen liegt er der jüngeren Schale an.

Die Schalen hängen mit dem Rande aneinander in der Weise, wie wenn zwei Weinflaschen mit dem Boden zusammengekittet wären.

An dieser Stelle interessirt besonders die Trennung der Plasmakörper nach der Theilung. *AB* in Fig. 11 Taf. XII ist eine Zelle vor der Theilung. Bei *a* ist in der Mitte der Kern aufgehängt. In *BC* sind aus einer Mutterzelle, die gleich *AB* war, zwei Tochterzellen entstanden. Die Kerne sind getheilt und stehen einander benachbart, die Plasmakörper sind getheilt, aber noch nicht von einander getrennt; sie berühren sich noch mit dem Spalt, der sie von einander schied. Der Trennungslinie folgend haben sich die

beiden Plasmakörper bei *b* von der Membran getrennt, indem sie eine ringförmige Einschnürung gebildet haben.

Nun folgt die eigentliche Trennung. Diese geht, und das ist für die hier behandelte Frage besonders interessant, weiter als es für die Ausbildung der Schalen nöthig zu sein scheint. Da die Schalen sich später mit den Rändern berühren, so brauchten sich, sollte man annehmen, eigentlich bloss die mittleren Theile der Trennungsflächen von einander entfernen, während die Ränder gleich aneinander liegen bleiben könnten. Das geschieht aber nicht, sondern es findet erst eine vollständige Trennung statt; die Plasmakörper entfernen sich sogar noch eine beträchtliche Strecke von einander. Es ist, wie wenn sie anfangs noch miteinander verklebt wären und nur mit Gewalt von einander gerissen werden könnten, und dabei über die normale Ruhelage hinauspendelten, um erst durch rückläufige Bewegung wieder in diese einzuschwingen. Es ist dies nicht etwa eine durch eine vereinzelte Beobachtung festgestellte, zufällige Erscheinung, sondern ich habe sie in einer ganzen Reihe von Fällen beobachtet, muss also annehmen, dass hier eine Gesetzmässigkeit zu Grunde liegt.

CD zeigt in *c* ein eigenthümliches Trennungsbild. Die Trennungsflächen haben sich, kuppenförmig flach abgerundet, schon weit von einander entfernt. In der Mitte hängen sie aber noch mit einem wurstförmig ausgezogenen Strang aneinander. Daran ist die hier schief ausgezogene Theilungsfläche erkennbar, es liegt also nicht eine unvollständige Theilung vor, sondern ein Aneinanderkleben der schon getheilten Plasmakörper. Ich habe diese Strangbildung nur einmal gesehen, und betrachte sie darum nicht etwa als ein regelmässiges Zwischenstadium bei der Trennung, aber es war mir doch interessant als Beispiel dafür, wie fest die schon getheilten Zellen unter Umständen noch aneinander kleben.

In *EF* Fig. 12 Taf. XII sind die beiden jungen Zellen schon durch einen breiten Zwischenraum von einander geschieden. Neue Schalen sind aber noch nicht ausgeschieden. Jetzt nähern sich die Trennungsoberflächen wieder bis zur Berührung und verändern zugleich ihre Oberfläche, indem die vorher convexe Fläche concav wird (Fig. 12*f*), und scheiden neue Schalen aus. Ob die neuen Schalen gleich von vornherein miteinander verwachsen sind, oder ob sie erst getrennt ausgeschieden und nachträglich miteinander verkittet werden, das muss ich noch dahingestellt sein lassen. Die in Fig. 12*g* Taf. XII dargestellte Beobachtung spricht mehr für

ersteres Verhalten[1]). Ich sah dort nämlich, dass die Ränder von zwei jungen Schalen schon deutlich entwickelt und miteinander verbunden waren, während die Zellmitte noch eine Lücke aufwies, die nur durch eine Plasmahautschicht überbrückt war.

Bei *Sceletonema* lagen die Verhältnisse so, dass ich zu dem Schluss kam, es sei das Wahrscheinlichste, dass die neuen Plasmaoberflächen nicht gleich nach der Theilung neue Schalen ausscheiden, und dass diese sich dann unter Längenwachsthum der Stäbchen in den Gürtelbändern verschieben, sondern dass die neuen Zelloberflächen sich in nacktem Zustande von einander trennen und erst nach Gewinnung der definitiven Entfernung Schalen und Stäbchen erzeugen. Das geschilderte Verhalten von *Guinardia* war mir für die hier behandelte Frage darum besonders interessant, weil es ein gleichlaufendes Vorgehen wie das letzterwähnte von *Sceletonema* zeigt: auf die Theilung folgt erst die Trennung (in diesem Fall sogar eine über das endgültige Ziel hinausgehende Trennung mit folgender rückläufiger Bewegung) und erst später die Ausscheidung der Schalen; nicht die fertigen Schalen werden verschoben, sondern die nackten Plasmaenden vor der Schalenbildung.

Auf die Ausscheidung der Schalen folgt die Lostrennung des Kerns und des Kernmantels von den neuen Schalen. Der Kern begiebt sich dann, wie es scheint sehr langsam, mittelst seiner wandernden plasmatischen Aufhängungsbänder bis in die Mitte der Schalen, während gleichzeitig die ganze Zelle in die Länge wächst. Damit wäre dann das in Fig. 11 *AB* Taf. XII geschilderte Stadium wieder erreicht.

Verzapfung durch Stacheln.

Leptocylindrus.

Die Zellen sind cylindrisch (vergl. Fig. 33 Taf. XII). Die Membran ist sehr zart; Zwischenbänder habe ich nicht erkannt. Der Plasmakörper bildet einen sehr zarten Wandbelag, in dem wohl festere Stränge erkennbar sind, namentlich als Führungsstränge von Chromatophoren und Physoden, aber dieses Strangplasma ist nur sehr schwach entwickelt. Die Chromatophoren sind überall im Wandplasma vertheilt, aber meist um den Kern etwas angehäuft; es sind sehr zarte, schwach gestreckte Plättchen,

1) Dies ist leider in der Lithographie nicht zum Ausdruck gekommen.

zwei- bis dreimal so lang als breit. Der Umriss ist in recht frisch vegetirenden Zellen etwas buchtig, seltener abgerundet, in Theilungszuständen bisquitförmig. Der Kern ist flach linsenförmig, und liegt im Wandplasma, meist der Mitte des Gürtels angeschmiegt. In ganz jungen Zellen liegt er meist der jüngeren Schale an.

Besonders eigenthümlich ist die Form der Schale; von einer Seite betrachtet erscheint sie fast kalbkugelförmig; Drehung um die Längsachse zeigt jedoch, dass sie einseitig ungleichmässig abgeschrägt und mit einer Beule versehen ist. Am Rande der Beule erhebt sich ein zahnartiger Fortsatz (Fig. 23, Taf. XII), der schräg und krumm ist, und in eine Vertiefung der Nachbarzelle wie in eine Scheide hineinpasst und auch in dieser normaler Weise wie in einer Scheide steckt (Fig. 24 Taf. XII). Der Zusammenhang, der durch diese Verzapfung gegeben ist, ist stark genug, um die Zellen zu ziemlich ausgedehnten Ketten zusammenzuhalten. Ich habe Ketten von 42 Zellen gezählt. Eine Verkittung scheint nicht stattzufinden, die Ketten zerfallen wenigstens sehr leicht in kürzere Stücke und selbst in einzelne Zellen.

An einzelnen Zellen sah ich eine schwache Bewegung, ohne dass ein äusserlicher Grund dafür zu erkennen war; ich halte eine gewisse Eigenbewegung nicht für ausgeschlossen, doch kann ich darüber noch keine sicheren Angaben machen.

Die Zelltheilung, Trennung und Membranbildung konnte ich 1885, als die Form noch nicht benannt war, direct am lebenden Object verfolgen und ich kann sie am besten an den schon damals aufgenommenen Skizzenreihen demonstriren (Fig. 13—23 Taf. XII).

Fig. 13 Taf. XII stellt die Mitte einer Zelle kurz vor der Theilung dar. Der linsenförmige Kern liegt der Mitte des Gürtelbandes flach an und ist in einen niedrigen Plasmahügel eingebettet. Auf der Innenseite ist er reichlich mit Chromatophoren bedeckt. Die Chromatophoren verhinderten, die Kerntheilung am lebenden Object zu verfolgen. In Fig. 14 Taf. XII ist der Kernhügel bedeutend verbreitert und die Kerne sind schon getheilt. Der Kernhügel schnürt sich innen und aussen ein (Fig. 15 Taf. XII). Auf der Aussenseite entsteht dadurch ein kleiner, im Längsschnitt dreieckiger Spalt zwischen Plasma und Gürtelband. Dieser verlängert sich in der Richtung der Querebene, bei Fig. 16 Taf. XII erscheint er auf der gegenüberliegenden Seite des Gürtelbandes. Der Ringspalt wird tiefer und breiter (Fig. 17). In Fig. 18 hat er den Plasmakörper durchgeschnitten; der Theilungsact ist beendigt. Die

nackten Theile der Schwesterzellen sind fast halbkugelförmig. Nun erheben sich die Zellkerne mit ihrem Kernmantel (Fig. 19) bis in die Mitte der Kuppe und bedecken sie nach und nach völlig mit ihrem Kernmantel (Fig. 20—21).

Die Trennung. Die beiden nackten halbkugeligen Plasmaoberflächen der Schwesterzellen berühren sich anfangs. Die fertigen Theile berühren sich ebenfalls; es wäre also zu erwarten, dass die Oberflächen gleich in der Lage, in der sie sich befinden, beharren würden, und nur ihre Form, der der zukünftigen Schale entsprechend, verändern würden. Das geschieht aber nicht. Es tritt auch hier, ebenso wie in dem vorhin besprochenen Fall, erst eine vollständige Trennung ein. Die Oberflächen entfernen sich etwas von einander (Fig. 19 Taf. XII) und nähern sich dann wieder. Während dieses Näherns (Fig. 20) sah ich die ersten Andeutungen der Umformung der Gestalt der Oberfläche, der unregelmässigen Form der späteren Schalen entsprechend. Fig. 20 zeigt schon die Beule, in die sich später der von der Schwesterzelle kommende gekrümmte Stachel einschiebt, um die Verzapfung der beiden Zellen zu bewirken. Von dem Stachel und der Scheide sah ich während des Näherungsprocesses noch nichts. Er wird wohl erst von den Plasmaoberflächen ausgebildet, wenn die Plasmakuppen sich wieder gegenseitig berühren. In Fig. 21 sind sie noch nicht zu sehen, in Fig. 22 ist Verzapfung und Schalenbildung ausgeführt. Es wird, wie ich vermuthe, erst der Zapfen in plasmatischer Substanz vorgebildet und an der Spitze namentlich in härtere Substanz umgebildet, oder es wird auch die feste Substanz des Stachels an der Spitze zu einer Zeit ausgeschieden, wo die kuppenförmigen Hauptflächen der Schalen noch nicht ausgebildet sind, wo also dem sich vorschiebenden Stachel noch eine weiche, plasmatische Hautschicht gegenüberstand, in die er sich eindrücken konnte. Wenn nun diese Hautschicht die Membransubstanz ausschied, so musste diese den in sie eingefügten Stachel so fest umschliessen, wie die Form den Abguss. Das feste Ineinanderpassen würde schwer verständlich sein, wenn zuerst die Grundmembran der beiden Schalen ausgebildet würde, und wenn dann aus diesen hervor die Stacheln centrifugal emporwüchsen. Ist der Stachel keine centrifugal wachsende Verdickung der Schalenmembran, sondern eine Simultanbildung, die mit ihr gebildet wird, und sogar schon vollendet ist, bevor die übrigen Theile der Schale fertig sind, so ist das genaue Ineinanderpassen der vorspringenden und ein-

springenden Theile von den beiden zu verschiedenen Zellen gehörigen Schalen durchaus verständlich.

Für die hier behandelte theoretisehe Frage ist es von Interesse, vergleichend hervorzuheben, dass bei den drei besprochenen Formen, *Sceletonema*, *Guinardia*, *Leptocylindrus*, in gleicher Weise zutrifft: dass auf die Zelltheilung nicht gleich die Membranbildung folgt, sondern erst die Trennung (bei den beiden letzten auch noch erst die Wiederannäherung der nackten Plasmaoberflächen) und die Ausbildung der Form; dass dann nicht die fertig gebildeten Schalen in den Gürtelbändern verschoben werden, sondern die nackten Plasmaoberflächen vor der Schalenausscheidung, und dass äussere Membrananhänge, wo sie vorhanden sind, nicht centrifugal aus der fertigen Membranfläche hervorwachsen, sondern simultan mit der Membrangrundfläche entstehen.

Dauer des Theilungs- und Trennungsactes. Da verhältnissmässig wenig Zelltheilungen direct unter dem Mikroskop verfolgt worden sind, und da die Beobachtungen an fixirten Zellen wohl über die einzelnen Phasen der Theilung sehr genaue Auskunft geben, aber nicht über die Zeitdauer, innerhalb deren sich der Process abspielt, so mag es nicht ohne Interesse sein, wenn ich noch einige Zeitangaben über die vorhin geschilderten Vorgänge beifüge. Ich gehe von dem in Fig. 13 Taf. XII geschilderten Zustand aus. Von hier bis zu dem in Fig. 14 gegebenen, die Kerntheilung umfassend, verliefen 12 Minuten. Nach Verlauf weiterer 10 Minuten (Gesammtdauer $= G = 22$ Min.) begann die Plasmolyse (Fig. 15), Herumdringen der Einschnürung um die Zelle (Fig. 16) weitere 3 Minuten ($G = 25$ Min.), Vertiefung der Einschnürung bis zu Fig. 17 weitere 2 Minuten ($G = 27$ Min.), bis zur vollständigen Durchschnürung, Beendigung des Theilungsactes noch 1 Minute (Gesammtdauer des Theilungsactes 28 Minuten). Die Trennung der Kuppen wird bemerkbar noch 2 Minuten später ($G = 30$ Min.), 4 Minuten später ist die grösste Entfernung erreicht ($G = 34$ Min.) Fig. 19. Wiederannäherung bis Fig. 20 braucht 4 Minuten ($G = 38$ Min.), bis zur abermaligen Berührung (Fig. 21) noch 13 Minuten. Gesammtdauer von Theilung, Trennung und Wiederannäherung bis zur Berührung $= 51$ Minuten. Angaben über die Dauer der Ausscheidung der Schalen und der Stacheln-Zapfen kann ich nicht machen.

Verzapfung durch Membranfäden.

Cerataulina.

Bei *Cerataulina Bergonii* (Fig. 45—47, Taf. XII)[1]) aus dem Plankton der Ostsee fand ich Kettenbildung, die durch einen eigenthümlichen Verzapfungsapparat bewirkt wurde, der an dieser Stelle von Interesse ist.

Die Zellen sind walzenförmig mit abgerundeten Enden. Jede Schale hat nahe dem Schalenrand in Diagonalstellung zwei kurze, seitlich etwas zugeschärfte Hörnchen. Der Kern liegt in ausgewachsenen Zellen der Mitte des Gürtelbandes an. Bei jungen Zellen liegt er der jüngeren Schale an. Die Chromatophoren bilden kleine gestreckte Plättchen, die zwei- bis dreimal so lang als breit sind.

Die Zellen werden mit Hülfe der Hörnchen zu Ketten verbunden. Das Aneinanderhaften wird durch einen mir sonst noch nicht bekannten Apparat vermittelt. Schaut man auf die Verbindungsstellen in der Richtung, dass die beiden Hörnchen links und rechts liegen (in Fig. 45 um 90° gedreht), so liegen die oberen quer verlaufenden Verbindungslinien der beiden Hörnchen unmittelbar aneinander, während seitlich zwischen den Hörnchen ein Zwischenraum bleibt. Man könnte nach Analogie mit anderen Kettenbildungen vermuthen, dass die Hörnchen miteinander verkittet seien. In Wirklichkeit wird aber die Verbindung durch einen Verzapfungsapparat vermittelt, der sich in Fig. 45 an den äusseren Hornseiten als feiner gebogener Strich, der von einem Horn ins andere läuft, darstellt. Ueber die Natur dieses Striches giebt Fig. 47 Auskunft. Der Kettenzusammenhang der beiden Zellen ist hier gelockert, aber noch nicht vollständig gesprengt. Die gegenüberstehenden Hörner hängen noch durch einen feinen Faden miteinander zusammen. Dieser Faden muss starr, aber elastisch sein. Wenn der Zusammenhang ganz aufgehört hat, so steht er als eine sehr feine gebogene Linie aus dem Horn heraus (s. Fig. 47, unten). Gleichzeitig scheint er noch ebenso tief ins Innere des Hörnchens hineinzudringen, denn der bei verbundenen Zellen erkennbare Strich ist auch jetzt noch zu erkennen. Die nach innen verlaufenden Fadenenden können aber nicht die abgerissenen Enden der früher damit

---

1) Vergl. auch eine von mir in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfam. Bacillar., p. 49, Fig. 59 gegebene, noch nicht beschriebene Originalabbildung der Kettenbildung.

verbunden gewesenen Hörner sein, denn nach der Trennung haben noch alle vier Hörner sowohl den vorstehenden wie den einspringenden Theil des Fadens. Dieses Verhalten erklärt sich in der Weise, dass jedes Horn nach aussen einen starren, elastischen Fadenauswuchs nach innen eine feine, hohle Einstülpung hat, welche als Scheide für den Faden des Gegenhörnchens dient. In Fig. 51 Taf. XII ist dieses schematisch dargestellt.

Es leuchtet ein, dass die Ketten, die durch diesen Fadenapparat miteinander verbunden sind, nicht, wie gewöhnlich die Diatomeenketten, ganz stabartig starr sind, sondern dass die Zellen hier mehr wie die Glieder einer wirklichen Kette etwas beweglich sind. Die Biegsamkeit schützt die Kette einerseits vor zu leichtem Zerbrechen, andererseits bewirkt die elastische Starrheit des Fadens doch, dass die Kette, wenn sie durch einen äusseren Druck in eine andere Lage gebracht ist, doch immer wieder in ihre gerade Ruhelage zurückschnellt.

An dieser Stelle kommt besonders die Entstehungsgeschichte dieser Verzapfung mit Hülfe eines feinsten, starren und elastischen Membranfadens in Betracht. Umgäbe sich die nackte Plasmaoberfläche nach der Zelltheilung zuerst mit einer vollständigen Grundmembran, aus der dann die Anhänge durch centrifugales Wachsthum hervorgehen sollten, so würde sowohl das Entstehen wie das wunderbare Ineinanderpassen der beiden von verschiedenen Zellen gebildeten Fadenapparate schwer verständlich sein. Insbesondere würde die Entstehung der feinen Scheiden des Fadens, die durch Einstülpung der Membran nach innen entstehen müssten, der Erklärung Schwierigkeiten machen. Fadenbildung und Scheidenbildung an den beiden gegenüberstehenden zu verschiedenen Zellen gehörenden Hörnchen können nicht von jeder Zelle für sich selbstständig ausgebildet werden, sondern das wunderbar genaue, gegenseitige Aufeinanderpassen der beiden Apparate setzt eine Einwirkung der Theile der einen Zelle beim Entstehen derjenigen der anderen Zelle voraus.

Nehmen wir simultane Ausscheidung von Verdickung und Grundmembran an, so ist die Erklärung des Zusammenpassens der beiden Apparate nicht schwierig. Wenn die beiden Hörnchen, bevor sie sich mit einer festen Membran umgeben, aus ihrer Oberfläche zuerst den Faden in fester Substanz, gleichviel, ob diese nun plasmatisch oder membranös ist, aus sich hervortreten lassen, so wird dieser festere Faden sich wie ein Dorn in das weiche Plasma

des gegenüberstehenden Horns eindrücken. Dies kann gleichzeitig von beiden Hörnchen geschehen. Wenn die beiden Hörnchen sich jetzt mit einer Membranschicht umkleiden, so wird diese den eingeschobenen fremden Körper, denn als solcher wirkt für jedes Hörnchen der Faden des anderen Hörnchens, scheidenartig fest umschliessen. Das genaue Zusammenpassen der zwei von verschiedenen Zellen ausgebildeten Apparate ist damit ohne Weiteres verständlich und natürlich.

C. Stückweises Ausbilden der Membran, kein Dickenwachsthum.

1. Stufenweises Ausbilden der Membranvorsprünge.

Rhizosolenia Hensenii.

Durch die Betrachtung der bisher beobachteten Objecte kam ich zu dem Schluss, dass die stark vorspringenden Zellwandverdickungen nicht eigentlich Verdickungen der Grundmembran seien, sondern mit der Grundmembran gleichwerthige Bildungen, die sogar vor der Membran, auf der sie später stehen, entstehen können. Direct beobachtet war dies noch nicht. Dies ist mir nun an anderen Objecten gelungen.

Hensen bildete 1887 eine damals neue *Rhizosolenia* unter dem alten Namen *Rh. setigera* ab[1]). Ich nenne sie dem Entdecker zu Ehren *Rh. Hensenii.* Es ist dies eine im Verhältniss zu ihrer Länge zimlich compacte *Rhizosolenia*, die sich noch durch einen sehr langen Endstachel auszeichnet. Dieser schwillt anfangs, von der Zelle ausgehend, etwas an, und läuft dann in eine sehr lange, sehr feine, nadelartige Spitze aus. Das dickere Ende ist hohl und steht mit dem Zellinneren durch eine kleine Oeffnung an der Stachelwurzel in Verbindung. Dieser Auswuchs bildet also ein Zwischenglied zwischen dem, was ich früher als einen Stachel und dem, was ich als ein Horn definirte.

Auch bei dieser Form folgt auf die Zelltheilung erst eine weitgehende Trennung der Plasmakörper, bevor die Membran gebildet wird. Es wird ein grosser, mit Wasser gefüllter Intercellularraum zwischen den lebenden Zellkörpern der jungen Schwesterzellen gebildet, der noch von den am Rande übereinander ge-

1) Hensen, Ueber die Bestimmung des Plankton's. V. Bericht der Commiss. z. wiss. Untersuch. d. d. Meere, Kiel 1887, p. 85, Taf. V Fig. 38.

schobenen Gürtelbändern der älteren Schalen der Schwesterzellen überspannt ist. Fig. 25 stellt den Grenztheil der beiden Schwesterzellen mit dem Intercellularraum dar. Wegen des langen, stachelartigen Auswuchses ist hier die erste Anlage der Schale von besonderem Interesse, insbesondere ist hier gut zu entscheiden, ob die Schale erst mit ihrer Grundfläche ausgebildet wird, und ob dann der lange Stachel centrifugal daraus hervorwächst, oder ob dieser mit oder vor der übrigen Schalenfläche ausgebildet wird. Fig. 26 Taf. XII zeigt, dass das letztere der Fall ist. Die Oberfläche jedes Plasmakörpers hat ihre runde Kuppenform verloren, sie beginnt sich auszuziehen, hat aber noch nicht die definitive Form der Schale erlangt. Aus ihr erhebt sich ein Vorstadium des Stachels. Auch dieser hat seine definitive Form noch nicht erreicht. Das vordere Ende ist schon ausgebildet, das hintere, der Schale angrenzende Ende fehlt noch und kann erst unter weiterem Zurückziehen des Plasmakörpers gebildet werden. Ob die langausgezogene Spitze schon ihre definitive Form erreicht hat, lässt sich nicht mit Sicherheit beantworten, doch scheint es so. An dem verstärkten Theil ist auch schon eine Trennung in die Wandung und den Hohlraum deutlich erkennbar, und es macht durchaus den Eindruck, als ob dieser Theil nicht mehr aus gewöhnlichem Protoplasma bestehe. Ob aber der Umwandlungsprocess in die definitive Membransubstanz schon vor sich gegangen ist, oder ob hier noch eine Zwischenstufe der Substanzbildung vorliegt, lässt sich für diesen Fall noch nicht erkennen.

Die Grenze des Ueberganges, resp. die Entscheidung, ob eine richtige Membran oder ob eine umgebildete Hautschicht vorliegt, ist bei den Diatomeen überhaupt schwierig festzustellen, weil auch die fertige Membran keine Cellulosereaction giebt, und weil darum das Reagenz, das ich bei den Peridineen zur Entscheidung der gleichen Frage mit Erfolg anwenden konnte[1]), hier versagt. Mit grösserer Sicherheit als die Cellulosebildung lässt sich die Verkieselung feststellen und zwar durch Glühen der Zelle auf dem Deckglase; das ist aber eine Entscheidung, die ich noch der Zukunft überlassen muss.

Einen weiteren Fortschritt des Membranbildungsprocesses konnte ich an diesen Zellen nicht verfolgen, aber Fig. 27 Taf. XII

---

1) Siehe Schütt, Ueber centrifugales Randwachsthum von Membranen. Botan. Zeitung 1900, Heft 16—17, p. 250, Sep. p. 5—7.

zeigt ein weiter fortgeschrittenes Stadium. Die Stacheln sind fertig gebildet, und die Zellenden haben die normale Form erreicht und sind mit Schalenmembran umgeben; so scheint es wenigstens. Eine weitere Beobachtung zeigte aber, dass der Process der Schalenbildung noch nicht beendet war. Die Zellen starben unter dem Deckglas ab, und dabei wurde, scheinbar durch die Schalen hindurch, etwas Plasma und einige Chromatophoren in den Intercellularraum hineingedrängt. Da es nicht anzunehmen ist, dass das Plasma durch die verkieselte Membran hindurch hervorbrechen kann, so bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die Schalenmembran an dem unteren Ende noch nicht fertig war, dass also hier noch eine nackte Plasmastelle vorlag, zu einer Zeit, wo das obere Ende der Schalenfläche nicht nur mit einer Membrangrundschicht, sondern auch mit weit vorspringenden Verdickungen bedeckt war.

Die einzelnen Theile der Membran werden also nacheinander ausgebildet, derart, dass sich einzelne Theile der Oberfläche noch in bildungsfähigem Zustande befinden, während andere Theile schon in die steife Membransubstanz übergegangen sind, oder mit derselben bedeckt sind. Die später als Verdickungen der Membran erscheinenden Theile (der Stachel) wachsen nicht aus der Membran heraus, es ist also hier direct beobachtet, was früher theoretisch erschlossen war, dass kein centrifugales Dickenwachsthum stattfindet. Da die äussersten Theile der Verdickungen zuerst gebildet werden, so könnte man fast geneigt sein, dieses ein centripetales Dickenwachsthum zu nennen. Das würde die Sache aber auch nicht treffen, denn dann würde man schliesslich dazu kommen, die grosse Schalengrundfläche, die den Plasmakörper umhüllt, da sie später gebildet wird, als Verdickungsschichten der äussersten Stachelspitze anzusehen. Das geht natürlich nicht an. Die äusseren Vorsprünge der Membran werden also weder durch centrifugales, noch durch centripetales Dickenwachsthum, sondern überhaupt nicht durch Dickenwachsthum gebildet, vielmehr sind Verdickungsschichten und Grundmembran gleichwerthige, simultane Bildungen, die aber nicht gleichzeitig, sondern stückweise nacheinander ausgebildet werden.

Rhizosolenia setigera.

Auch bei anderen Rhizosolenien habe ich Anzeichen dafür gefunden, dass die Schalen nicht zuerst als ganz dünne Membranen

ihrer ganzen Fläche nach ausgeschieden werden und dann centripetal in die Dicke wachsen, sondern dass sie stückweise ausgebildet werden, und zwar derart, dass die weit vorspringenden Verdickungen vor der Hauptfläche der Schalen begonnen und fertig gebildet werden. Als Beispiel wähle ich *Rhizosolenia setigera.*

Diese Art ist viel mehr als die vorhin erwähnte zur Kettenbildung prädisponirt, weil sich bei ihr die Schalen mit einer viel grösseren Fläche berühren und weil eine besonders enge Verbindung noch dadurch erzielt wird, dass die Schalen der einen Zelle mit einem Theil ihrer Fläche in die Schale der anderen Zelle eingebettet ist.

Fig. 35 Taf. XII zeigt die Grenzstelle zwischen zwei aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen. Die Grenzlinie ist sehr lang ausgedehnt. Das Ende einer einzigen Zelle (90° um die Längsachse gegenüber der Stellung der vorigen Figur gedreht) zeigt die Fig. 34 Taf. XII.

Für die Wachsthumstheorie ist besonders der lange, rinnenförmige Eindruck, den der Stachel der nicht mehr anhaftenden Schwesterzelle beim Wachsthum auf dem Panzer zurückgelassen hat, interessant. Es ist ein feiner, aber scharf begrenzter Canal, der ebenso spitz zuläuft, wie der Stachel selbst. Er zeigt, wie fest sich Stachel und Schwestermembran aneinander geschmiegt hatten. Dort, wo die Stachelwurzel lag, befindet sich auf der Schwesterzelle noch ein besonderer, plattenähnlicher Verbindungsapparat, der leistenartig oder flügelartig noch etwas über die übrige Membranoberfläche vorspringt. Die Membran, in welcher sich der canalartige Eindruck des Nachbarstachels befindet, ist starr und verkieselt. In die starre verkieselte Grundmembran hätte der Nachbarstachel diese Rinne schwerlich mehr hineinarbeiten können, es ist also anzunehmen, dass auch bei dieser Art der Stachel, also der äusserste Vorsprung der Schalen, zuerst Form und Härte erhalten habe, während die übrigen Theile der Oberfläche noch weich waren, und dass die dann erst sich ausbildende und erhärtende Schale sich diesem fremden Stachel eng angeschmiegt habe, und in diesem Zustand erst erhärtete. Auch der kleine leistenartige Flügel an der Stelle der Schale, wo die Stachelwurzel lag (gerade unter 34) kann wohl erst in Folge des Reizes, den die anliegenden Theile der Nachbarzelle ausübten, hervorgewachsen sein, wenigstens muss die Lage, wo er hervorwächst, durch die Nachbarzelle bestimmt

werden, da er sonst schwerlich die Hornwurzel der fremden Zelle so genau umschliessen könnte.

Der Eindruck des Stachels der Nachbarzelle erstreckt sich nicht bloss auf die Schale, sondern auch auf die schuppenförmigen Zwischenbänder. Für dieses ist die Erklärung aber weniger schwierig, weil man von vornherein weiss, dass die Zwischenbänder nach den Schalen ausgebildet werden und nur den Platz einnehmen können, den die Schalen ihnen übrig lassen. Für die Wachsthumstheorie hat dies weniger Interesse.

2. Stufenweises Ausbilden der Membrangrundfläche.

Rhizosolenia alata.

Bei *Rhizosolenia alata* sind die Zellenden in stumpfe Hörner ausgezogen, denen die Stacheln fehlen. Die Art ist vorzüglich zur Kettenbildung durch ein Verzapfungssystem eingerichtet, das dadurch zu Stande kommt, dass die Hörner gegenseitig in genau entsprechende Höhlungen der Nachbarschalen hineingreifen. Dieser Zusammenhalt wird noch dadurch vergrössert, dass jede Schale noch einen futteralartigen Auswuchs bildet, der das Hornende der Nachbarschale ein Stück weit umschliesst. Fig. 32 Taf. XII stellt das Ende einer Zelle mit dem Horn und dem Futteral für das Ende des Nachbarhorns dar. Die Verzapfung zeigt Fig. 36 Taf. XII.

Dass von den beiden benachbarten Schalen, die ineinander verzapft sind, nicht jede für sich selbstständig ausgebildet werden kann, sondern nur in Berührung mit der Nachbarschale ihre bestimmte Form erlangen kann, und dass auch das scheinbar centrifugal vor sich gehende Herauswachsen des Flügelfutterals nur unter dem reizenden Einfluss der Nachbarzelle vor sich gehen kann, liegt auf der Hand. Die fremde Zelle tritt hier als direct formbildendes Element bei der Ausbildung der Schalen auf. Hierbei wirkt nicht Plasmakörper auf Plasmakörper ein, sondern jederseits feste Membran auf Plasmakörper. Dies wird dadurch ermöglicht, dass nicht die nackten Oberflächentheile der jungen Zellen gleich im Ganzen mit einer Membran überzogen werden, unter späterer Formänderung der einmal gebildeten Membran, sondern dass vom nackten Plasmakörper anfangs die am weitesten vorspringenden Theile ausgeformt werden, und dass dann diese mit einer Membranhülle versehen werden. Diese somit bekleideten Vorsprünge (die

Hornenden) schieben sich dann in den noch weichen Plasmakörper der Nachbarzelle hinein, so dass dieser, wenn er seinerseits eine Membran an der Oberfläche ausbildet, von selbst die Spitze der gegenüberliegenden Zelle fest und ohne Zwischenraum umschliesst.

In Fig. 28—31 Taf. XII habe ich, um das successive Ausbilden der Membranfläche zu illustriren, einige Stufen dieses Vorganges skizzirt. Fig. 28 stellt das Ende einer Auxospore dar, in der eben die Anlage der ersten Schale einer neuen Generation vorbereitet wird. Der Plasmakörper hat sich mit einer gerundeten Kuppe von dem Ende der Auxosporenhaut zurückgezogen. Aus ihm wird eben fingerartig das Ende des ersten Horns hervorgeschoben. Eine umhüllende Membran war an diesem Finger noch nicht wahrzunehmen. In Fig. 29 ist das Plasma noch weiter von dem Ende der Sporenmembran zurückgewichen, das Horn ist entsprechend gewachsen, Membranbildung schien eingeleitet, doch war nicht sicher zu entscheiden, ob die äusserste Schicht des Horns schon aus Membran oder noch aus Hautschicht bestand. In Fig. 30 ist die Zurückziehung des Plasmakörpers noch weiter vorgeschritten; die verdickte Hornwurzel ist zum Theil schon ausgeformt. Der der Form nach fertige Theil des Horns ist auch schon mit einer Membran umgeben. Der untere, scharf abgesetzte Theil ist noch nackt und hat auch noch nicht die richtige Form erhalten. Er kann diese erst unter weiterem Zurückweichen vom Ende erlangen. Den Endpunkt mit fertig ausgebildeter Schale stellt Fig. 31 dar.

In diesem Fall ist die Ausbildung der Schale verhältnissmässig einfach, weil nur eine Schale selbstständig für sich ausgebildet wird. Dass auch nach der Zelltheilung die Formung der Schalen und die Membranausscheidung mit der Spitze beginnt und successive nach der Basis hin fortschreitet, lehrt Fig. 36 Taf. XII, die den Grenztheil von zwei jungen Zellen noch während des Schalenbildungsvorganges darstellt. Die eine Zelle hat ihr Horn schon fertig ausgebildet, es ragt in den noch von den übereinander geschobenen älteren Gürtelbändern beider Zellen gebildeten Intercellularraum hinein und schiebt sich auch in die zum Theil schon fertige Schale der Schwesterzelle hinein. An dieser ist selbst in diesem Zustande der untere Theil des Horns noch weder der Form nach fertig, noch mit einer Membran umhüllt. Die Grenze zwischen fertigem und unfertigem Theil ist sogar durch eine Rinne besonders markirt.

D. Schutz durch den Intercellularraum.

1. Nutzen des Schutzes.

Allen bisher beschriebenen Vorgängen war gemeinsam, dass die Membran mit ihren Anhängen unter dem Schutz des von den Gürtelbändern gebildeten Intercellularraumes ausgebildet wird. Ich habe vorhin schon die Frage angeregt, ob dieser Schutz theoretisch nöthig sei. O. Müller ist der Meinung, dass die centrifugalen Verdickungen der Membran vor der Trennung der Tochterzellen noch vollendet sein müssen.

Dem gegenüber habe ich vorhin schon geltend gemacht, dass dieses theoretisch durchaus nicht nothwendig sei, da das centrifugale Dickenwachsthum als Product von extramembranösem Plasma auch ohne den Schutz durch den Intercellularraum erklärlich ist, und dass dieser Schutz den Peridineen auch thatsächlich gar nicht gewährt wird, obwohl sie ein weitgehendes, centrifugales Dickenwachsthum der Membran auszuführen haben. Ich habe dies erst kürzlich ausführlich in einer in der botanischen Zeitung demnächst erscheinenden Abhandlung dargelegt[1]).

Nach den im vorigen Abschnitt gewonnenen Erfahrungen lässt sich nun auch verstehen, warum dieser Schutz bei den Diatomeen trotzdem gewährt wird. Es handelt sich hierbei eben gar nicht um das, was man bisher immer geglaubt hat, um centrifugales Dickenwachsthum, sondern um Verdickungen, die simultan mit der Grundmembran ausgeschieden werden und für diese ist ein erhöhter Schutz, wenn auch vielleicht nicht unbedingt nöthig, so doch sehr erwünscht. Beim centrifugalen Wachsthum bauen sich, wie ich für *Ornithocercus* speciell gezeigt habe, die Verdickungsschichten derart auf, dass erst eine feste Cellulosegrundlage gelegt wird, die als Stützpunkt für das weitere Aufbauen dient, und auf diese Grundlage werden nach und nach immer neue Substanztheile, auch wieder aus fester Cellulose gebildet, aufgelagert, so dass der ganze Bau von vornherein fest fundirt war, und bei der Herausformung der hervorragenden Theile stets in allen seinen Theilen so grosse Festigkeit hatte, dass kleine äussere Störungen, z. B. Wasserbewegung u. s. w., keinen Einfluss auf das weitere Fortschreiten des Baues haben können. Bei der Simultanausscheidung ist die Sache aber etwas anders. Die Verdickungen werden nicht an der Basis angelegt, und wachsen nicht auf fester Grundlage in die

1) Botan. Zeitung 1900, No. 16—17.

Höhe, sondern es wird, um im Bilde zu reden, der Bau des Thurmes mit der Spitze begonnen, und dieser wird durch Nachschieben neuer Substanzmengen von unten heraus immer mehr in die Höhe gehoben. Das ganze Gebäude ruht, so lange bis die Grundmembran, die zuletzt ausgeschieden wird, fertig ist, auf dem Protoplasmakörper, also auf einem durchaus weichen Baugrunde. Bei dieser Art des Bauens wird jede äussere Störung, etwa durch Anprall fremder Organismen, durch Wasserströmungen u. s. w., viel mehr ins Gewicht fallen, als bei dem centrifugalen Bau, der mit den Fundamenten anfängt, und langsam in fester Substanz bis zur Spitze hin aufgebaut wird.

Bei der Bauart durch Simultanausscheidung wird der Schutz, den der ringsum geschlossene Intercellularraum gewährt, bei dem Aufführen des Gebäudes nützlich und förderlich sein, insbesondere wird die Sicherheit des Baues wesentlich dadurch vermehrt. Es ist hiernach der Gegensatz wohl verständlich, der sich darin ausspricht, dass bei den Peridineen mit wirklich centrifugalem Wachsthum kein Schutz gewährt wird, dass er dagegen bei den Diatomeen mit Simultanausscheidung gewährt wird.

Dass der erwähnte Schutz bei den Diatomeen wichtig ist und darum, wenn irgend möglich, erstrebt wird, das liegt auf der Hand, damit ist aber noch nicht entschieden, ob er immer gewährt wird, und ob er direct nöthig ist, oder ob er nur die Sicherheit unterstützt, ohne unbedingt erforderlich zu sein.

2. Wird der Schutz immer gewährt?

Botellus n. g.

Die Zähler der Fänge der Plankton-Expedition brachten mir eine kleine Diatomee, ich nenne sie *Botellus marinus*, deren etwa wurstförmige Zellen zu langen schwach gekrümmten Ketten verbunden waren. Die einzelne Zelle ist lang cylindrisch, mit konisch verjüngten Enden und flachem Schalendeckel, mit dem die Zellen unmittelbar aneinander haften. In Fig. 41 Taf. XII ist eine Zelle mit Stücken der beiden angrenzenden Zellen, und in Fig. 44 das Ende einer angetrockneten und dabei zusammengefallenen Zelle, bei der der Schalendeckel nach oben gerichtet ist, gezeichnet.

Aus dem Rande des Schalendeckels erhebt sich ein Kranz von Stacheln, der schräg nach aussen verläuft. Der Durchmesser dieses Stachelkranzes ist grösser als der des Gürtelbandes. Die

Stacheln können in dieser Grösse und Lage also schwerlich innerhalb des von den Gürtelbändern umschlossenen Intercellularraumes entstanden sein. Ein grösserer Intercellularraum, wie er für die Ausbildung des Stachelkranzes von *Sceletonema* hergestellt wird, ist hier nicht vorhanden. Der ganze Intercellularraum, der nach der Zelltheilung vor der Zelltrennung gebildet wird, beschränkt sich auf einen kleinen Ring mit dreieckigem Querschnitt, entsprechend der conischen Verjüngung der Zellenden. Man könnte daran denken, dass die Stacheln von der Berührungsstelle der beiden Schwesterzellen aus in diesen Intercellularraum hineinwachsen, ihn durchwachsen und dann, mit der Spitze das Gürtelband durchbohrend, nach aussen vorgedrungen seien. Dann würden sie sich aber wie ein Kranz von Riegeln dem weiteren Auseinanderschieben der Gürtelbänder entgegenstemmen und die weitere Entwickelung der Zellen verhindern. Das Wachsen im Intercellularschutz ist also in dieser Weise nicht möglich.

Corethron columna n. sp.

Eine ebenfalls von den Zählern der Plankton-Expedition aufgefundene Diatomee ist *Corethron columna* (Fig. 42—43 Taf. XII). Die Zellen sind langgestreckt cylindrisch, ohne Verjüngung am Ende. Aus dem Rande der flach scheibenförmigen Schale erhebt sich ein Kranz von Stacheln. Die Stacheln des einen Endes sind schräg nach auswärts gerichtet, die des anderen Endes verlaufen quer zur Längsachse der Zelle. An dem letzteren Ende, ich will es das obere nennen, sind die Stacheln von zweierlei Art, die einen sind lang und spitz und mit Zähnchen versehen (Fig. 50), die des anderen sind kürzer und tragen am Ende eine knopfige Anschwellung (Fig. 48 und 49).

Die Unregelmässigkeit in der Form dieser Anschwellungen legt die Vermuthung nahe, dass die kurzen Stacheln noch nicht den definitiven Zustand darstellen. Die Entscheidung darüber wird erst später getroffen werden können.

Ob die Stacheln durch Simultanbildung oder durch Centrifugal-Wachsthum entstanden sind, ist hiernach noch nicht festzustellen, aber eins erscheint ganz ausgeschlossen: dass die Stachelkränze in dieser Form, Grösse und Lagerung nach der Zelltheilung in dem noch von den älteren Gürtelbändern der Schwesterzellen umschlossenen Intercellularraum, also v o r der Zelltrennung der

Schwesterzellen vollendet seien. Dies würde also eine Ausnahme von der Regel sein, dass die Schalenverdickungen fertig gebildet werden, bevor die Gürtelbänder sich trennen und dadurch den Intercellularraum zu einem äusseren Raum machen.

Für dieses Räthsel habe ich die Lösung in einer anderen Art derselben Gattung gefunden.

3. Anfänglicher Schutz und Weiterentwickelung ohne Schutz.

Corethron hystrix.

Die Zellen dieser von Hensen entdeckten Art bilden mässig gestreckte Cylinder. Die Schalenflächen sind domförmig gewölbt. An der Grenze zwischen Schalendeckel und Gürtelbändern erhebt sich ein schräg nach auswärts stehender Kranz von Stacheln. Eine Abbildung der vollentwickelten Zelle siehe bei Hensen[1]). Der Kern liegt nach Hensen's Zeichnung bei der vollentwickelten Zelle der Mitte des Gürtelbandes an. Bei jungen Zellen fand ich ihn der Mitte der jüngeren Schale angeschmiegt. Ueber die Chromatophoren habe ich noch nachzutragen, dass es kleine, gestreckte, schwach gelappte Plättchen sind. Häufig sind diese in der Mitte etwas eingeschnürt (Theilungszustände), nicht selten auch nierenförmig oder winkelförmig gebogen. In der einen der beiden in Fig. 37 Taf. XII gezeichneten Zellen habe ich die Chromatophoren nach Form, Grösse und Lagerung angedeutet.

Wie entsteht der Stachelkranz an dem Schalenrande? Dass die Stacheln vollständig fertig in dieser Lage aus dem Schalenrand hervorsprossen und schon vor der Zelltrennung in diesem Zustande vollständig fertig sind, ist nicht möglich. Würden sie aber erst nach der Zelltrennung angelegt und aus der vollständig freien Oberfläche in das umgebende Wasser hinauswachsen, so würden sie des für das Simultanwachsthum wünschenswerthen Schutzes entbehren. Wie sich diese beiden widerstreitenden Principien, Auseinanderstarren über die Grenzlinie der Gürtelbänder hinaus, und Schutz durch die Gürtelbänder beim Wachsen, vereinigen lassen, dafür giebt die Beobachtung der Zelltheilung eine geradezu überraschende Lösung. Fig. 37 Taf. XII stellt zwei aus einer Mutter-

1) Hensen, Ueber die Bestimmung des Planktons, V. Ber. d. Commiss. z. w. Unters. d. d. Meere, 1887, Taf. V, Fig. 49.

zelle entstandene Schwesterzellen in dem Zustande dar, wo die älteren, von der Mutterzelle überkommenen Gürtelbänder noch mit dem Rande etwas übereinandergreifen. In dem dadurch gebildeten Intercellularraum sieht man die Stachelkränze der beiden jüngeren Schalen, aus den Schalenrändern hervorsprossend, schon vorgebildet, aber noch alle parallel nebeneinander gelagert, ähnlich wie die Kieselstäbchen von *Sceletonema*, nur nicht wie diese mit den Spitzen verwachsen.

Das für *Sceletonema* fehlende Glied in der Kette der Beobachtungen gab mir ein Individuum einer anderen Species derselben Gattung. Fig. 38 Taf. XII stellt zwei Schwesterzellen kurz nach der Zelltheilung dar (von der einen Zelle ist nur ein Stück gezeichnet). Die fertigen Schalen sind flach kuppenförmig. Die eine der jüngeren Schalen ist, wie es scheint, schon ausgebildet, wenigstens hat die Oberfläche schon die normale flache Gestalt. Sie trägt den ihr zukommenden Stachelkranz ähnlich wie es für *Cor. hystrix* vorhin geschildert wurde. Aber auch aus der noch hoch domförmig gewölbten Oberfläche der Schwesterzelle sind schon die Stacheln hervorgesprosst, oder hervorgesponnen möchte ich fast sagen. Dies zeigt direct das, was ich für *Sceletonema* theoretisch erschlossen hatte: dass die Stäbchen oder Stacheln nicht durch centrifugale Verdickung fertiger Membranen gebildet werden, sondern aus dem Plasma direct hervorgehen, also Simultanbildungen mit der Grundmembran sind. Ob die Stacheln in diesem Zustande schon verkieselt waren, kann ich nicht angeben. Jedenfalls waren sie noch recht biegsam, wie sich beim Eintrocknen auf dem Objectträger zeigte. Sie haben sich, wie Fig. 38 Taf. XII zeigt, beim Weichen des Wassers fast zu einem Schlauch zusammengezogen.

Ein Vergleich der beiden letzten Figuren (37 und 38) lässt schliessen, nicht nur dass die Stacheln aus dem Plasmakörper hervorwachsen, bevor die Membran fertig ist, und dass also die Basis der zuletzt gebildete Theil ist, und dass ihr Haupttheil noch unter dem Schutz des Gürtelbandes im Intercellularraum fertig gebildet wird, sondern auch dass mit der Trennung der Schwesterzellen der Entwickelungsgang derselben noch nicht vollständig abgeschlossen ist, dass vielmehr noch nach der Zelltrennung eine wesentliche Veränderung des ganzen Apparates stattfinden muss: die Ausrichtung der Stacheln.

Die Ausrichtung der Stacheln habe ich nicht direct verfolgen können, es ist aber doch schon zu sagen, dass sie nur unter Wachsthum der Gesammtzelle stattfinden kann, indem die jüngeren Schalen in den älteren Gürtelbändern vorgeschoben werden. Erst wenn diese fast unmittelbar den Rand des umschliessenden Gürtelbandes erreicht haben, können die Stacheln die in Fig. 37 Taf. XII gezeichnete Stellung einnehmen. In diesem Zustande, so möchten wir annehmen, sind auch die Grundmembranen der Schalen fertig ausgebildet, die Schalen stellen dann also direct Verdickungen der Grundmembran dar.

Darin liegt aber eine neue Schwierigkeit der Erklärung. So weit unsere Erfahrungen reichen, sitzen die Diatomeenstacheln, wo sie vorkommen, als starre, unbewegliche Auswüchse auf der Grundmembran. Auch für die nächstverwandte Form, *Sceletonema*, sind sie durchaus starr und unbeweglich. Für *Corethron* wird aber durch die Entwickelungsgeschichte eine nachträgliche Richtungsänderung gefordert. Wie ist diese möglich? Zwei Möglichkeiten sind dabei in Betracht zu ziehen: 1. An der Stachelbasis ist noch so lange ein unfertiger Punkt, bis die Ausrichtung der Stacheln vollendet ist, oder 2. die Stacheln werden gleich innerhalb der Gürtelbänder der Art angelegt, dass an ihrer Basis eine Spannung entsteht, die sie nach aussen treibt, und so lange sie von den Gürtelbändern umschlossen werden, sie gegen diese anpresst, sobald aber die Schalen bis an den Rand der Gürtelbänder vorgeschoben sind, die Stacheln nach aussen auseinandertreibt.

Die Ausbildung der Stacheln mit einer so starken Spannung an der Basis will mir nicht einleuchten. Da die Basis der zuletzt erhärtende Theil der ganzen Stacheln ist, so ist nicht recht einzusehen, warum er nicht gerade in der Lage, in der er sich gerade beim Erhärten befindet, seine Ruhelage finden und ohne Spannung erhärten sollte.

Die zweite Annahme scheint mir geringere Schwierigkeiten zu bieten. Da wir bei *Rhizosolenia* gesehen haben, dass die Stachelbasis der zuletzt ausgebildete Theil des Stachels ist, und da auch die Grundmembran nicht gleichzeitig über die ganze Fläche, sondern stückweise gebildet wird, so liegt keine besondere Schwierigkeit in der Annahme, dass bei *Corethron* zuerst die Stacheln ausgebildet werden, und dass die dann folgende Ausscheidung der Grundmembran nicht an der Stachelbasis beginnt, sondern dass gerade diese Theile zuletzt fertig sind, und dass sie sich so lange,

bis die Schalen bis an den Rand des Gürtelbandes vorgeschoben sind, in bildungsfähigem oder doch veränderungsfähigem Zustande halten, und dadurch das nachträgliche Ausspreizen der Stacheln lange nach der Trennung ermöglichen. Unterstützt wird diese Annahme noch durch die folgende Beobachtung, die mir vor Erkennung der Verhältnisse von *Corethron* nicht erklärlich waren.

Gossleriella tropica.

Die Schalen dieser Art bilden ganz flache Scheiben, aus deren Rand sich ein Kranz kräftiger und zarterer Stacheln von verschiedener Länge erhebt (s. Fig. 52, Taf. XII). Der Kern liegt der Schalenmitte an. Die Chromatophoren bilden kleine rundlich-lappige Plättchen mit je einem centralen Pyrenoid. Der Bau der Stacheln ist hier besonders interessant. Fig. 39 Taf. XII zeigt ein Stückchen vom Schalenrande. An der einen Seite ist die Schalengrundfläche angedeutet, an der anderen Seite ist dieselbe abgebrochen gedacht, um die darunter liegenden Chromatophoren zu zeigen. Die Stacheln sind von zweierlei Art, die einen sind kräftig, starr und wie Spiesse gerade auslaufend und kurz zugespitzt, die anderen sind feiner. Die kräftigen haben als Basis kleine Hörnchen, die sich als hohle mit Plasma erfüllte Papillen von der Grundmembran ausstülpen und auf ihrer Spitze gerade Raum genug bieten, um den starken Stacheln den nöthigen Halt zu geben. Sie sind über den ganzen Rand der Schale verbreitet, aber sie stehen nicht in gleichen Zwischenräumen. Je nach der Breite des Zwischenraumes, den sie zwischen sich lassen, stehen zwischen ihnen je 4, 3, 2, 1 oder auch kein Exemplar der feineren Stacheln. Diese sind dünner, kürzer, vielfach verbogen, sehr fein und gleichmässig zugespitzt im äusseren Theil verlaufen sie als Fäden von unmessbarer Feinheit. Die feineren Stacheln haben keine Hörnchenbasis, sondern sie sind direct verdickte Stellen des Randes der Grundmembran.

Wie entstehen diese Stacheln und Stachelhörnchen? Bei ihnen ist es besonders augenfällig, dass sie nicht nach der Zelltheilung in dem Intercellularraum vor der Zelltrennung vollständig fertig ausgebildet werden können. Nach Art der Stacheln von *Corethron* können sie auch nicht gebildet werden, weil die Zellen als flache Scheiben den langgestreckten Intercellularraum, der *Corethron* und *Sceletonema* auszeichnet, gar nicht ausbilden können.

Für diesen Fall schien mir die Annahme des centrifugalen Dickenwachsthums der Membran bis vor Kurzem die einzige Möglichkeit der Erklärung zu geben. Weitere Untersuchungen liessen aber auch hier die Möglichkeit der Simultanbildung erkennen.

In Fig. 51 Taf. XII habe ich eine andere Zelle dargestellt, die dieselben Hörner hat, die sich von der anderen Scheibe aber dadurch unterscheidet, dass sie in der scheibenförmigen Fläche radial gestrichelt ist. Die Radialstreifung hielt ich anfangs für eine Schalenzeichnung und glaubte demgemäss eine andere Art vor mir zu haben. Genauere Beobachtung lehrte jedoch, dass die Streifen den Stacheln des äusseren Umkreises so vollkommen gleichen, dass die Annahme, es hier mit einer Schalenzeichnung zu thun zu haben, nicht mehr haltbar erscheint; vielmehr muss ich annehmen, dass es wirkliche auf der Schalenfläche liegende Stacheln sind. In Fig. 40 Taf. XII habe ich einen Theil der Schale vom Schalenrand bis zur Schalenmitte mit darauf liegenden Strahlen und ein Stückchen der am Rand hängenden, nach aussen starrenden Strahlen in starker Vergrösserung gezeichnet.

Wie kommen die Stacheln auf die Scheibe und was sollen sie hier? Wenngleich noch manches wunderbar erscheint und zweifelhaft ist, so ist doch, glaube ich, der Gedanke nicht mehr von der Hand zu weisen, dass die Stacheln in diesem eingeklappten Zustand nach der Zelltheilung in dem nur niedrigen Intercellularraum ausgebildet werden, und dass sie dann nach der Zelltrennung, nachdem die jüngere Schale, an der die Stacheln sitzen, bis an den Rand des umschliessenden, älteren Gürtelbandes vorgeschoben ist, nach aussen herausklappen und dabei ihre Richtung um volle 180° ändern. (Die beiden Stachelreihen von Fig. 40 müssten demnach zwei verschiedenen, übereinander stehenden Schalen angehören).

Die Bedingungen, die das Herausklappen der Stacheln verursachen, sind hier noch schwerer festzustellen als bei *Corethron*, weil hier nicht bloss Stacheln, sondern Stacheln und Hörnchen zu bewegen sind. Dass das Herausklappen nur durch Spannungsverhältnisse, die in den Stachelbasen und in den Hornwurzeln in gleicher Weise entstehen und wirken, bedingt sein soll, kann ich nicht glauben. Für die dünnen Stacheln von *Corethron* und für die feineren Stacheln von *Gossleriella* könnte man sich noch eher mit dem Gedanken dieser von vornherein beim Anwachsen an die Grundmembran entstehenden Spannungen versöhnen, wenngleich es auch hier schon sehr unwahrscheinlich aussieht, aber dass in den

relativ breiten hohlen Hornwurzeln, welche direkte Ausstülpungen der Grundmembran sind, gerade dieselben Spannungszustände gleich beim Entstehen der Hörner ausgebildet werden sollten, ist mir schlechterdings unglaublich. Auch dass die Hornwurzeln und die Stachelbasen durch einseitiges, bei allen Theilen gleiches Wachsthum die Lagenänderung bedingen sollten, ist nicht recht wahrscheinlich; ich glaube vielmehr, dass die Ursache der Veränderung in der Grundmembran der Schale zu suchen ist, derart, dass der Rand der Schalenmembranfläche noch nicht vollkommen ausgebildet ist, so lange die Stacheln in eingeklapptem Zustande verharren müssen, und dass er mitsammt seinen Stachel- und Hörnchenanhängen so lange in zurückgeklapptem Zustande verharrt, bis er nach der Zelltrennung zum Gürtelbandrande vorgeschoben ist, und dass dann der Schalenrand mit allen Anhängen zugleich ausgeklappt wird, und dass darauf erst der innerste, in das Gürtelband eingreifende Theil des Schalenrandes ausgeschieden wird. Ein weiteres Studium der Zelltheilung und der daran sich knüpfenden Vorgänge, das bisher wegen der grossen Seltenheit des Materials nicht ausführbar war, wird erst Gewissheit darüber verschaffen können, wie dieser Veränderungsprocess im Einzelnen verläuft. An dieser Stelle war mir der Fall besonders deswegen interessant, weil er 1. ein scheinbar typisches Beispiel von sehr weitgehendem, centrifugalem Dickenwachsthum darstellt, 2. weil sich aber trotzdem nachweisen lässt, dass auch hier die Anfangszustände der äusseren Zellanhänge im Schutz des stillen Wassers im Intercellularraum ausgebildet sein können, dass dann aber auf die Zelltrennung nachträglich noch eine weitgehende Veränderung folgen muss, und 3. dass sich also auch die Ausbildung dieser Anhänge, die bisher zu den extremsten Fällen von centrifugalem Dickenwachsthum gerechnet werden mussten, dennoch auf Simultanausbildung zurückführen lässt.

4. Ausbildung ohne Schutz.

Wurden die Zellwandverdickungen der ersten Gruppe (*Rhizosolenia* etc.) vollständig in dem geschützten Intercellularraum fertig ausgebildet, wo sie durch Simultanbildung entstehen, so wurden diese Verdickungen in der zweiten Gruppe (*Corethron* etc.) wohl im Intercellularraum angelegt, bedurften aber noch einer Ausgestaltung nach der Zelltrennung, so komme ich nun zu einer

Gruppe, welche, soweit meine Erfahrung bis jetzt reicht, gänzlich ohne Schutz ausgebildet werden.

a. Centrifugale Gebilde.

Bei den Gattungen *Chaetoceros, Bacteriastrum*, *Peragallia* besitzt jede Schale vier bis zahlreiche lange, dünne, schlauchförmige Auswüchse (Hörner), deren Länge die des Hauptzellkörpers um das Vielfache übertrifft. Für *Chaetoceros* habe ich schon früher gezeigt, dass die Hörner als kleine papillöse Auswüchse bei ihrer ersten Entstehung schon die Grenze der umschliessenden Gürtelbänder durchbrechen, und damit den Schutz des von ihnen gebildeten Intercellularraumes verlassen. Sie wachsen nach und nach in die Länge und in die Dicke. Es muss also ein Flächenwachsthum der Membran stattfinden. Letzteres ist sonst nicht die Art der Diatomeenmembranen. Ob sie in diesem Zustande schon verkieselt sind, habe ich noch nicht festgestellt. Ihr Wachsthum bietet der Erklärung nicht besonders grössere Schwierigkeit, wie sonstiges Flächenwachsthum von Membranen, unter dem Einfluss des sie auskleidenden Plasmas, denn auch die Hörner sind von Anfang an mit Plasma gefüllt.

Bei einer Reihe von Arten dieser drei Gattungen finden sich auf der Aussenseite der Hörner Verdickungen von solider Membransubstanz in Gestalt von Knötchen, Sägezähnchen oder selbst von kräftigen, spitzen Stacheln, deren Länge die Membrandicke oder sogar den Gesammtdurchmesser des Horns übertreffen kann. Es sind also relativ sehr stark verdickte Stellen der sonst dünnen Hornwand. Wie diese Stacheln entstehen, das ist nach dem bisher entwickelten Schema noch nicht erklärbar. Dass sie nicht unter dem Schutze des durch die Gürtelbänder gebildeten Intercellularraumes gebildet werden können, liegt auf der Hand, da ja die Hörner selbst, auf deren Wand sie entstehen, ohne diesen Schutz in die Länge wachsen. Simultane Ausscheidung scheint hier deshalb ausgeschlossen zu sein, weil man nicht annehmen kann, dass die wachsenden Hörner bis zu dem Zeitpunkt, wo die Stacheln ausgebildet werden, ohne eigentliche feste, stützende Membran, nur von einer festeren Plasmahautschicht bekleidet, verharren. Der directe Beweis hierfür ist allerdings bis jetzt noch nicht erbracht. Es ist im Hinblick hierauf auch daran zu denken, dass die aus verschiedenen Schalen kommenden einander gegen-

überstehenden, aber ursprünglich getrennt aus dem Intercellularraum hervorwachsenden Hörner noch nachträglich auf eine kürzere oder längere Strecke mit einander verwachsen. Man muss sich hiernach entweder doch zu der Annahme entschliessen, dass die Hörner verhältnissmässig lange Zeit ohne eigentliche Membran verbleiben, dass also auch das, was ich früher für Membran angesehen habe, nur eine festere, plasmatische Hautschicht sei, und dann macht das nachträgliche Verschmelzen der Hörner keine Schwierigkeiten der Erklärung, und auch die Stacheln auf den Hörnern lassen sich dann als Simultanbildungen auffassen, oder man nimmt Flächenwachsthum der Hornmembran an, dann können die Stacheln darauf nur durch centrifugales Dickenwachsthum entstanden sein. Für dieses aber ist aus früher schon entwickelten Gründen auch die Annahme extramembranösen Plasmas als Bildner der Verdickungsschichten unentbehrlich. Dieses würde dann auch für die nachträgliche Verkittung der Hörner eine bessere Erklärung abgeben, als die Annahme, dass die Kittsubstanz durch die Membran der Hornwurzeln hindurchschwitzen müsse, um die getrennten Membranen zu verschmelzen. Ein weiteres Verfolgen dieses Problems muss ich mir für später vorbehalten; so viel geht aus dem bisher Entwickelten schon hervor, dass hier die Verdickungsschichten, mögen sie simultan oder centrifugal entstehen, ausserhalb des Intercellularraums im freien Wasser ausgebildet werden.

b. Extracelluläre Gebilde.

Im Lichte der jetzt gewonnenen Erkenntniss der simultanen Membranbildung gewinnt eine nur durch theoretische Betrachtung gewonnene Erklärung eines eigenthümlichen von mir beobachteten Vorganges an innerer Wahrscheinlichkeit: die Ausbildung extracellulärer Büschel von Nadeln oder Fäden.

Von Kirchner, von Chodat und von mir wurden nacheinander, aber unabhängig von einander, strahlige Anhangsgebilde an Zellen von *Cyclotella socialis* gefunden. Die beiden ersten hielten sie für Gallertbildungen, ich erklärte sie für starre Fäden oder Nadeln von membranartiger Substanz. Ihre Entstehung führte ich auf extramembranöses Plasma zurück. Dieses Plasma glaube ich neben Gallerte ausserhalb der Zelle in Form von Knöpfchen, Pfröpfchen, die durch die Poren mit dem Zellinneren in Verbindung stehen, und in Form von Pseudopodien gesehen zu haben.

Die beobachteten Objecte sind so ungemein zart und die Diagnose ist so schwierig, dass ich nicht verlangen kann, dass man meine Schlüsse ohne Weiteres unterschreibe. Ich habe deshalb meine Beobachtungen mit ausführlichen Gründen belegt und mit Abbildungen erläutert (siehe diese Jahrbücher 1899 p. 647—650, Taf. VII, Fig. 19 u. 23—35, Taf. VIII, Fig. 37 u. 40), um den Leser möglichst in die Lage zu versetzen, selbst zu entscheiden[1]).

An jener Stelle interessirte mich mehr das Aussenplasma, hier mehr die Strahlenbüschel, für die weder der Name Nadeln noch Fäden recht passt. Wären sie biegsam, etwa in der Art wie ein Bündel Nähfäden, so würden sie bei den mannigfachen äusseren Einwirkungen, Druck, Zerrung u. s. w., denen sie bei Uebertragen der Colonie auf den Objectträger ausgesetzt sind, sich verbiegen, und zu wellig gestauchten Bündeln zusammengedrückt werden, statt dessen findet man sie selbst in den Fällen, wo die Zelle, von der das Büschel ausstrahlt, losgelöst ist, und wo nun die Fäden ohne gegenseitigen Zusammenhalt sind, und wo sie also auch ohne jeden Schutz frei ins Wasser hineinragen, starr und straff ihre Richtung bewahren. Bei ihrer unmessbaren Feinheit ist dies wohl nur möglich, wenn sie neben grosser Starrheit doch grosse Elasticität besitzen. Ich würde sie also lieber Nadeln nennen, wofür auch

---

1) Ich hatte wenig färbbare Gallerte und stärker färbbare plasmatische Theile gefunden. George Karsten erklärt alles für Gallerte. Er widerlegt aber meine Gründe nicht, kümmert sich vielmehr um dieselben mit Ausnahme des einen, die Färbbarkeit betreffend, ebenso wenig wie um meine Abbildungen, auch bringt er für seine Annahme an eigenen positiven Gründen nichts weiter vor als meine eigene Beobachtung, dass es auch stark färbbare Gallerte giebt. Zur Widerlegung von Karsten's Vermuthung brauche ich also nur auf meine frühere Arbeit verweisen, deren Gründe ich hier nicht einfach wiederholen kann. Wenn dann Karsten auf das Vorbringen seiner Vermuthung, dass alles, was ich gesehen, Gallerte sei, den Schluss folgen lässt: „die Hypothese eines extramembranösen Plasmas ist hier also ohne zwingende Noth angewandt", so ist dagegen zu erwidern, dass ich hier überhaupt keine Hypothese angewandt habe, sondern eine Differentialdiagnose zwischen Plasma und Gallerte, zwei durchaus reellen, nicht hypothetischen Körpern, gestellt habe. Wenn ich mich bei der Differentialdiagnose zwischen Plasma und Gallerte für Plasma entscheide, so ist das ebensowenig Anwendung einer Hypothese, als wenn ich mich bei der Differentialdiagnose zwischen Butterblume und Kuhblume für die Butterblume entscheide. Nebenbei sei nur bemerkt, dass Karsten mit jenem Satz einen schweren persönlichen Tadel auszusprechen beabsichtigt, denn er hält es für eine „unerlässliche Forderung", Hypothesen nur in Fällen der „Noth" anzuwenden. Diese ins Gebiet der allgemeinen Wissenschaftslehre gehörende Ansicht Karsten's citire ich hier nur, ohne sie zu commentiren.

ihre Doppelbrechung und ihr hohes Lichtbrechungsvermögen sprechen, möchte aber vermeiden, dass sie mit einfachen Krystallnadeln, wie wir sie in den Raphidenbündeln finden, verwechselt würden, denn der chemischen Reaction nach dürften sie der Diatomeenmembran am nächsten stehen, ohne jedoch deren Kieselgehalt zu besitzen[1]). Dass die Fäden der Strahlenbüschel aus Gallertsubstanzen gebildet sind, erscheint schon aus den erwähnten Gründen für ausgeschlossen. Gallerte hat ganz andere Eigenschaften. Welches sind denn die Eigenschaften der Gallerte? Einen chemischen Begriff bezeichnet das Wort Gallerte nicht, sondern nur einen physikalischen Zustand, in den eine Reihe der verschiedensten chemischen Substanzen dadurch gerathen können, dass sie unter übermässiger Wasseraufnahme so stark verquellen, dass ihr Zusammenhang als fester Körper zu weichen anfängt. Der übermässige Wassergehalt bestimmt denn auch die charakteristischen Eigenschaften des Begriffs Gallerte, und eine der wesentlichsten derselben ist die grosse Weichheit und Widerstandslosigkeit gegen mechanische Angriffe. Gallerte kann durch Eintrocknen zwar ganz fest werden, damit verliert sie aber auch ihren Gallertcharakter, und kann diesen erst durch Aufnahme von Wasser, unter Verlust ihrer Festigkeit, wiedergewinnen. Die bei übermässiger Feinheit im Wasser noch festen, elastischen Nadeln für Gallerte auszugeben, geht meiner Meinung nach nur an unter vollständigem Preisgeben der wesentlichsten Eigenschaften des bisherigen Begriffes „Gallerte“.

1) George Karsten (Botan. Zeitung 1899, p. 332) stimmt mir auch hierin nicht zu. Er hält auch die Nadeln der Strahlenbüschel für gallertig. Meine dagegen sprechenden Gründe ignorirt er, ohne sie zu wiederlegen, und eigene Beobachtungen oder Gründe bringt er nicht vor. Wenn er dann nach Vorbringen seiner Vermuthung behauptet: „Dass derartige Gallertfäden vom Zellplasma aus durch die Poren hinausgesandt werden, ist nichts Neues und z. B. von O. Müller für *Melosira undulata* nachgewiesen; es wird sich mit diesen Fäden kaum anders verhalten“, so muss der unbefangene Leser natürlich glauben, ich hätte hier alte Beobachtungen von O. Müller einfach aufgewärmt und für eigene ausgegeben. Wer sich aber die Mühe giebt, die Stelle in Müller's Originalarbeit nachzuschlagen (O. Müller, Bacillariaceen aus Java. Ber. d. d. botan. Ges. 1890, p. 323), findet dort ein Vorkommen der bekannten dicken Gallertstiele beschrieben, deren Vorkommen schon Friedrich Traugott Kützing 1844 für eine ganze Anzahl von Arten beschrieben hat, und von deren verschiedenen Formen Tuffen West in Smith's Tafelwerk schon 1853 so vorzügliche Habitusbilder gegeben hat, und die ich auch selbst in der von Karsten referirten Arbeit an anderer Stelle ausführlich behandelt habe; der Leser findet aber weder im Text noch in den Abbildungen von Müller's Arbeit eine auch nur annähernde Andeutung „derartiger“ Gebilde, wie ich sie als Strahlenbüschel beschrieben habe. Ich enthalte mich jedes weiteren Commentars zu diesem Beispiel Karsten'scher Polemik.

Dagegen, dass die Nadeln oder Fäden aus den Poren hervorgepresst werden, spricht schon die Beobachtung, dass von dem Ausstrahlungspunkt der Büschel viel mehr Strahlen ausgehen, als Poren vorhanden sind. Ferner spricht dagegen die Beobachtung, dass die Büschel von den verschiedensten Stellen der Schalen und der Gürtelbänder ausgehen, also an Stellen ihren Ursprung nehmen, wo nach unseren bisherigen Erfahrungen gar keine Poren vorhanden sind, und wo solche auch gar nicht in dieser Weise wirken hönnten, wie an den Stellen, wo die ineinander verschiebbaren Gürtelbänder sich das Ausscheiden gegenseitig unmöglich machen würden. Ferner widerspricht dem die directe Beobachtung der Ursprungsstelle, die sich nicht in die Poren hinein verfolgen lässt, sondern in den die Membran umgebenden weichen Theilen gefunden ist, die ich als extramembranöses Plasma in Anspruch genommen habe. Bemerkenswerth ist auch die Leichtigkeit, mit der die Büschel von ihrer Zelle getrennt werden. Bei mechanischen Einwirkungen, wie sie das Uebertragen auf den Objectträger mit sich bringt, werden nicht etwa die Zellen mit ihren anhängenden Büscheln aus dem Zusammenhang mit den Büscheln der benachbarten Zellen gelöst, die Fäden oder Nadeln des Büschels zerreissen oder zerbrechen auch nicht, und bleiben auch nicht theilweise oder stückweise in den Poren stecken, sondern in den Fällen von Loslösung, die ich vor Augen gehabt habe, trennte sich das ganze Büschel mit sammt der weichen Unterlage in zusammenhängender Schicht von der Zelle. Das wäre kaum zu erwarten, wenn die Fäden in den Poren steckten und durch diese direct mit dem Zellinneren zusammenhingen. Diese Ursprungslage ist noch ein weiterer Grund für die plasmatische Natur der erwähnten, extramembranösen weichen Schicht. Eine Schicht von todten Gallertsubstanzen dürfte wohl kaum im Stande sein, die feinen Fäden oder Nadeln fester membranähnlicher Substanz auszuspinnen; dazu ist meiner Meinung nach lebendes Plasma nöthig.

In meiner vorjährigen Arbeit habe ich das Ausbilden der Strahlenbüschel von *Cyclotella* geradezu als ein „Ausspinnen“ bezeichnet. Dieser Vorgang erschien mir damals als etwas Analogieloses, Unerhörtes. Er verliert aber viel von seiner Absonderlichkeit, wenn wir einen Blick auf den vorhin beschriebenen Vorgang der Ausbildung der feinen Endstacheln von *Rhizosolenia Hensenii* werfen, die wir auch als ein Ausspinnen vom Plasma aus bezeichnen konnten, und wenn wir an das Ausspinnen des Fadenkranzes von *Corethron* denken und auch wohl die Ausbildung des Stäbchenkranzes von

Sceletonema ins Gedächtniss zurückrufen. Bei diesen wurden die Fäden von der noch nackten Plasmaoberfläche in den wassererfüllten Intercellularraum hineingeschoben, bei *Cyclotella* ist der Vorgang ähnlich, nur tritt an die Stelle der eigentlichen Plasmaoberfläche eine extramembranöse Plasmaschicht, welche ihr Product direct in das umgebende Wasser hineinspinnt. Nachdem jene als der Grundmembran simultane Gebilde erkannt worden sind, und damit aufgehört haben, als centrifugale Wandverdickungen zu gelten, dürfte es nicht mehr unberechtigt sein, die Nadelbüschel mit den Stachelkränzen und den Einzelstacheln zu homologisiren und auch sie, obwohl sie nicht wie jene direct mit der Grundmembran verbunden sind, als der Grundmembran simultane Gebilde aufzufassen.

Schluss.

Rückblick. Werfen wir jetzt noch einen Blick auf den jüngst durchlaufenen Weg zurück. In meiner vorjährigen Publication vertrat ich noch die bis dahin allgemein als richtig geltende Ansicht, dass die nach aussen hervorragenden Membranverdickungen der Peridineen und Diatomeen als centrifugale aufzufassen seien. Die Kritik der Entstehungsgeschichte der centrifugalen Verdickungen liess mich den Gedanken aussprechen, dass dieses centrifugale Dickenwachsthum nur unter der Annahme von extramembranösem Plasma erklärbar sei. In der folgenden Arbeit habe ich dann durch eine specielle Untersuchung an *Ornithocercus* festgestellt, dass bei den Peridineen (noch nicht entdeckte Ausnahmen natürlich vorbehalten) die Voraussetzung auch zutrifft, dass hier also wirkliches centrifugales Dickenwachsthum stattfindet, und zwar derart, dass dieses als Randwachsthum aufzufassen sei, welches am leichtesten durch Apposition vom extramembranösen Plasma her erklärt werden kann.

In der hier vorliegenden Arbeit wandte ich mich speciell zu den Diatomeen und stellte erst fest, dass centrifugales Wachsthum, wenn es hier vorkommt, auch bei diesen nach dem Stande unserer jetzigen Erfahrung nur mit Hülfe von extramembranösem Plasma erklärbar ist. Dann setzte ich, wie vorher bei den Peridineen, auch hier das Messer der Kritik an die Voraussetzung, und prüfte sie auf ihre Richtigkeit. Bei den Peridineen war ich zu dem Resultat gekommen, dass dort wirklich centrifugales Dickenwachsthum stattfindet, bei den Diatomeen kam ich zu dem Schluss, dass die allgemein geglaubte Voraussetzung hier nicht richtig sei, dass in der Reihe der näher untersuchten Fälle gar kein centri-

fugales Dickenwachsthum der Schalen, sondern eine simultane Ausbildung der Grundmembran und ihrer Verdickungen vorliege.

Auf diese Simultanbildung passt natürlich die Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums nicht, sondern dieses verlangt eine eigene Erklärung; ich habe die Erklärung des Dickenwachsthums schon für eine Reihe von Typen durchgeführt. Ich kam dabei zu vier Gruppen. Zweien davon ist gemeinsam, dass die Verdickungen und die Grundmembran Simultanbildungen sind. Bei dem ersten Typus werden Verdickungen und Grundmembran im Schutz des von den Gürtelbändern der Schwesterzellen gebildeten Intercellularraumes fertig ausgebildet, und zwar wird die Spitze der Verdickungsschichten vor der Grundmembran ausgeformt, und diese selbst wird auch stückweise, nicht in ihrer ganzen Fläche gleichzeitig ausgeschieden.

Die zweite Gruppe bildete Grundmembran und Verdickungen innerhalb des Intercellularraumes fast vollständig aus; nach der Trennung musste aber eine Richtungsänderung resp. Umlagerung, wahrscheinlich unter Wachsthum der bis dahin noch nicht ganz fertigen Grundmembran, stattfinden.

Die dritte Gruppe umfasst Fälle, bei denen die Verdickungen überhaupt nicht im Schutze der Gürtelbänder gebildet werden und nicht darin gebildet werden können, weil sie an Auswüchsen der Zelle, die sich ausserhalb der Gürtelbänder befinden, entstehen. Für diese ist die Annahme des centrifugalen Dickenwachsthums noch möglich. Die Zahl der zu ihr gehörigen Fälle ist nicht sehr gross, aber diese sind doch nicht ausser Acht zu lassen, und sie verhindern, den Schluss, dass die äusseren Verdickungen der Diatomeenmembranen Simultanbildungen sind, rückhaltlos zu verallgemeinern.

Die vierte Gruppe umfasst Membranbildungen, die insofern aus dem Rahmen der eigentlichen Membranverdickungen überhaupt herausfallen, als sie, soweit ich bis jetzt weiss, niemals organisch mit der Grundmembran verbunden werden, sondern in einer auf der Grundmembran lagernden Plasmaschicht wurzeln. Wenn ich auch bei *Cyclotella* bis jetzt keine Anzeichen dafür gefunden habe, so halte ich es doch nicht für unwahrscheinlich, dass über kurz oder lang bei anderen Cyclotellen oder anderen Gattungen Fadenanhänge gefunden werden, die zwar von einer extamembranösen Plasmaschicht ausgesponnen werden, die aber noch nachträglich mit der Grundmembran verbunden werden, so dass nur die mittleren

Entwickelungszustände, nicht aber der Endzustand von den eigentlichen Membranverdickungen begrifflich zu trennen sind.

Ausblick. Die hier entwickelten Gedanken konnte ich bisher nur an einer Anzahl von Typen zur Anschauung bringen. Es wäre nun interessant, zu fragen, wie weit sich die hier gewonnenen Erfahrungen verallgemeinern lassen. Wenn man auch berücksichtigt, dass alle Verallgemeinerungen mit Vorsicht zu geben und aufzunehmen sind, und dass sie nur als „Meinungen", nicht als „sicher bewiesene Thatsachen" auszusprechen sind, so darf man doch wohl ohne allzu grosses Bedenken annehmen, dass alle Stacheln und Leisten der Grundmembran, welche im Intercellularraum entstehen, in ähnlicher Weise ihre Entstehung der Simultanbildung verdanken, wie dies für *Rhizosolenia* etc. entwickelt ist. Das gilt für eine beträchtliche Anzahl von Arten.

Eine besondere Betrachtung verlangen die bei den Diatomeen häufigen, mit kammerartigen Tüpfeln durchsetzten Membranen, über deren Bau wir namentlich Otto Müller's Untersuchungen so wichtige Aufschlüsse verdanken. Auch diese hat man früher allgemein als centrifugale Verdickungen angesehen. In seiner letzten Arbeit erklärt Otto Müller, wenigstens für einen Theil derselben, dass man sie ebensowohl für centripetal als für centrifugal ansehen könne. Ich möchte nach meinen letztgewonnenen Erfahrungen noch eine dritte Möglichkeit erwähnen: ich halte es durchaus nicht für ausgeschlossen, dass diese eigenthümlichen Membranverdickungen weder Producte des centripetalen noch des centrifugalen Wachsthums sind, sondern dass sie Simultanbildungen sind. Darnach wäre weder die innere, noch die äussere, perikline Membranschicht als die Grundmembran aufzufassen, auf welche sich die übrigen Schichten nach und nach centrifugal oder centripetal auflagern, sondern innere und äussere Lage, sowie die verbindenden senkrechten Wände, sind dann als gleichwerthige Schichten zu betrachten. Eine definitive Entscheidung darüber lässt sich erst nach Durchführung weiterer entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen fällen.

Nun bleiben noch die direct nach innen ragenden Wandverdickungen zu erwähnen. Diese als Producte des nachträglichen Dickenwachsthums einer primären Grundmembranschicht zu erklären, würde nicht im Geringsten mehr Schwierigkeiten bieten, als auch die sonst bei Pflanzenmembranen sehr häufigen Vorkommnisse von centripetalem Dickenwachsthum an sich schon bieten, doch halte ich es gar nicht für ausgeschlossen, dass sich auch diese nach innen ragenden Wandverdickungen der Diatomeen-

membranen bei genauerer Erkenntniss des Entwickelungsganges nicht als centripetal wachsende Verdickungsschichten einer zuerst angelegten Grundmembran erweisen werden, sondern ebenfalls als Simultanbildungen, bei denen Grundmembran und Verdickungsschichten gleichwerthig sind.

Greifswald, den 11. Juni 1900.

Figuren-Erklärung.

Tafel XII.

Fig. 1. *Sceletonema costatum.* Endstück einer Kette mit drei Schalen. Die Stäbchen, von denen nur einige gezeichnet sind, stehen auf Hügeln des Schalenabhangs bei *b c e*. Bei *a* Zwillingsstäbchen, bei *d* schief aufeinander stossende Stäbchen mit vergrösserten Knötchen und schiefen Kittflächen. 1500 : 1.

Fig. 2—3. Schema des centrifugalen Wachsthums stabartiger Verdickungen. 2. bei Endnachschub von innen, 3. bei intercalarem Nachschub von innen. *c—c'* Plasmakörper, *a—a'* Längsschnitt der Schalenwand, *d* Stäbchenwurzel, *b — b'* Stäbchen, die punktirte Stelle bei *b* die Zuwachszone des Stäbchens.

Fig. 4—5. *Sceletonema costatum.* Zellwachsthum. Bildung der Stäbchen im Intercellularraum. Bildung der Intercellularhöschen. 1000 : 1.

Fig. 4. Endstück einer Kette. Nur die oberen Stäbchen der Internodien sind gezeichnet. Ende der Kette bei ζ. 1000 : 1.

Fig. 5. Endstück einer Kette. Ende derselben bei ν. 1000 : 1. Bei ε κ μ gerade aufeinander stossende Stäbchen. Bei α β η schief aufeinander stossende Stäbchen mit seitlich verbreiterten Knötchen. Bei γ ϑ Stäbchengabelung. Stäbchen der Oberseite schwarz, der Unterseite grau gezeichnet. Alle Stäbchenenden bei ν haben halbe Knötchen (in der Lithographie sind die schwarzen Knötchen ausgelassen).

Fig. 6—10. Verschiedene Formen der Verschmelzung der Stäbchen von *Sceletonema*, wenn diese nicht gerade aufeinander treffen. Sehr stark vergrössert.

Fig. 6. Verbreiterung der Knötchen bei schiefem Ansatz. 6 Stäbchen der einen Zelle verbinden sich mit 5 der anderen Zelle.

Fig. 7. dto. 5 Stäbchen der einen Zelle verbinden sich mit 3 der anderen Zelle, 2 Stäbchen derselben Zelle, die kein Gegenstück gefunden, verbinden sich miteinander.

Fig. 8—10. Gabelung der Stäbchen bei gleicher Zahl, aber Verschiebung der Lage. Jedes Stäbchen bildet zwei Gabelenden mit je einem kleineren Knötchen.

Fig. 8. Längere Gabelenden, Spitzbogen bildend.

Fig. 9. Kürzere Gabelenden, stumpfe Winkel bildend.

Fig. 10. Gabelenden sehr kurz. Die Knötchen treten unmittelbar an die Stäbchen heran und bilden knotige Ringe.

Fig. 11—12. *Guinardia baltica.* Zelltheilung, Zelltrennung und Membranbildung. 150 : 1.

Fig. 13—22. *Leptocylindrus danicus.* Zelltheilung, Zelltrennung u. Membranbildung.

Fig. 13—18. Zelltheilung

Fig. 19—21. Trennung und Wiedervereinigung der Plasmaoberflächen.

Fig. 22. Membranbildung und Verzapfung.

Fig. 23. *Leptocylindrus danicus.* Ende der Schale mit Zapfen und Scheide für den Zapfen der Nachbarzelle, optischer Längsschnitt. 400 : 1.

Fig. 24 *Leptocylindrus danicus.* Vereinigung von zwei Schalenenden durch gekrümmte Zapfenenden, die sich gegenseitig in die Nachbarschale einschieben. 400 : 1.

Fig. 25—27. *Rhizosolenia Hensenii.* 600 : 1.

Fig. 25. Trennung der Plasmakörper nach der Theilung einer Zelle, von der nur das Mittelstück gezeichnet ist. 600 : 1.

Fig. 26. Ausspinnen des Stachels vom Plasmakörper in den Intercellularraum hinein. 600 : 1.

Fig. 27. *Rhizosolenia Hensenii.* Ausbildung von Stacheln und Schalen im Intercellularraum. Nur die zusammenhängenden Endstücke der Schwesterzellen gezeichnet. 600 : 1.

Fig. 28—31. *Rhizosolenia alata.* 600 : 1. Ausbildung der ersten Schale in der Auxospore.

Fig. 32. *Rhizosolenia alata.* 600 : 1. Zellende mit Horn und mit Scheide zur Verzapfung mit der Hornspitze der Schwesterzelle.

Fig. 33. *Leptocylindrus danicus.* Einzelne Zelle. 300 : 1.

Fig. 34. *Rhizosolenia stetigera.* Ende der Zelle mit Stachel und canalartiger Scheide zur Verkettung mit dem Stachel der Schwesterzelle. 600 : 1

Fig. 35. *Rhizosolenia stetigera.* Grenzstelle zwischen zwei verketteten Zellen.

Fig. 36. *Rhizosolenia alata.* Mitte zwischen zwei nach der Theilung noch verbundenen Zellen. Kettenbildung durch Verzapfung. Ausbildung der Schale. 600 : 1.

Fig. 37. *Corethron hystrix.* Zwei Schwesterzellen nach der Theilung. Die älteren Gürtelbänder noch zu geschlossenem Intercellularraum übereinander geschoben. Ausbildung der Stacheln im Intercellularraum. In der einen Zelle sind die Chromatophoren gezeichnet, in der anderen nur der Kern 260 : 1.

Fig. 38. *Corethron* sp. Mitte zwischen zwei Zellen nach der Theilung, angetrocknet. Intercellularraum durch Auseinanderweichen der Gürtelbänder geöffnet. Entstehung der Stacheln im Intercellularraum. 300 : 1.

Fig. 39. *Gossleriella tropica.* Stück vom Schalenrand mit anhängenden Stacheln und Hörnchen. Ein Theil des Schalendeckels abgedeckt gedacht, mit Chromatophoren 640 : 1.

Fig. 40. *Gossleriella* tropica. Stück vom Schalenrand bis zur Mitte einer radial gestreiften Form 640 : 1.

Fig. 41. *Botellus marinus.* Mittleres Stück einer Kette mit einer ganzen Zelle und zwei angrenzenden Stücken. 300 : 1.

Fig. 42. *Corethron columna.* Gürtelansicht 300 : 1.

Fig. 43. *Corethron columna.* Schalenansicht. 300 : 1.

Fig. 44. *Botellus marinus.* Endstück einer zusammengefallenen Schale. 300 : 1.

Fig. 45—47. *Cerataulina Bergonii.*

Fig. 45. *Cerataulina Bergonii.* Kettenbildung durch Fadenapparat. Verknüpfungsstelle von zwei Schalen mit vereinigten Hörnern, durch die der gekrümmte Verbindungsfaden von Zelle zu Zelle läuft. 600 : 1.

Fig. 46. Horn von *Cerataulina Bergonii* stark vergrössert, im optischen Längsschnitt, mit Faden und Fadenscheide, schematisch.

Fig. 47. *Cerataulina Bergonii.* Ende einer Kette aus 1½ Zellen bestehend. Kettenzusammenhang etwas gelöst Verzapfungsfaden. 400 : 1.

Fig. 48—50. *Corethron columna.* Verschiedene Stacheln stark vergrössert.

Fig. 51. *Gossleriella tropica.* Radialgestichelte Zelle. Schalenansicht. 80 : 1.

Fig. 52. dto. Zelle mit glatter Schalenfläche. 80 : 1.

Ueber farblose Diatomeen der Kieler Föhrde.

Von

Wilhelm Benecke.

Mit Tafel XIII.

Seitdem durch Ferdinand Cohn (p. 133f.) vor nunmehr fast einem halben Jahrhundert zum ersten Mal das Vorkommen farbloser Diatomeen beschrieben worden ist, sind diese Organismen in der Literatur zwar mehrfach erwähnt, aber niemals zum Gegenstand eingehender Studien gemacht worden; die einzige Arbeit, die sich dieselben zum ausschliesslichen Object gewählt hat, ist die erst in der letzten Zeit erschienene Mittheilung Provacek's und auch diese stellt nur eine ziemlich kurze Notiz vor. Mit Recht beklagt noch neuerdings Scherffel (p. 19, Anm.), dass die Existenz farbloser Diatomeen offenbar so gut wie ganz vergessen sei, trotz der interessanten Gesichtspunkte, welche die Forschung ihrem Studium abgewinnen könne.

Wenn es von den niederen Pflanzen nicht die so häufig bearbeitete und verhältnissmässig einheitliche Gruppe der Diatomeen, sondern in erster Linie die bunte Schaar der Flagellaten war, an deren Studium die Wissenschaft das Vorhandensein und die Eigenthümlichkeiten solcher farbloser Parallelformen erforschte, so lag dies wohl zum grossen Theil an der, in der letzten Zeit erst wieder häufig gerügten Vernachlässigung des Diatomeenweichkörpers gegenüber der Schalenstructur; denn wir werden sehen, dass farblose Diatomeen allem Anschein nach keineswegs selten sind.

Auch mir war die Existenz solcher Wesen unbekannt geblieben, bis ich sie im November des vorigen Jahres zum ersten Mal beobachtete. Um sie dem unverdienten Schicksale der Vergessenheit zu entreissen, nahm ich sie in Kultur, und würdigte sie in morphologischer und biologischer Richtung eines etwas eingehenderen Studiums, als man es ihnen bis jetzt hat zu Theil werden lassen.

Es mögen zuerst die

Hauptresultate

meiner Arbeit in Kürze vorweggenommen werden.

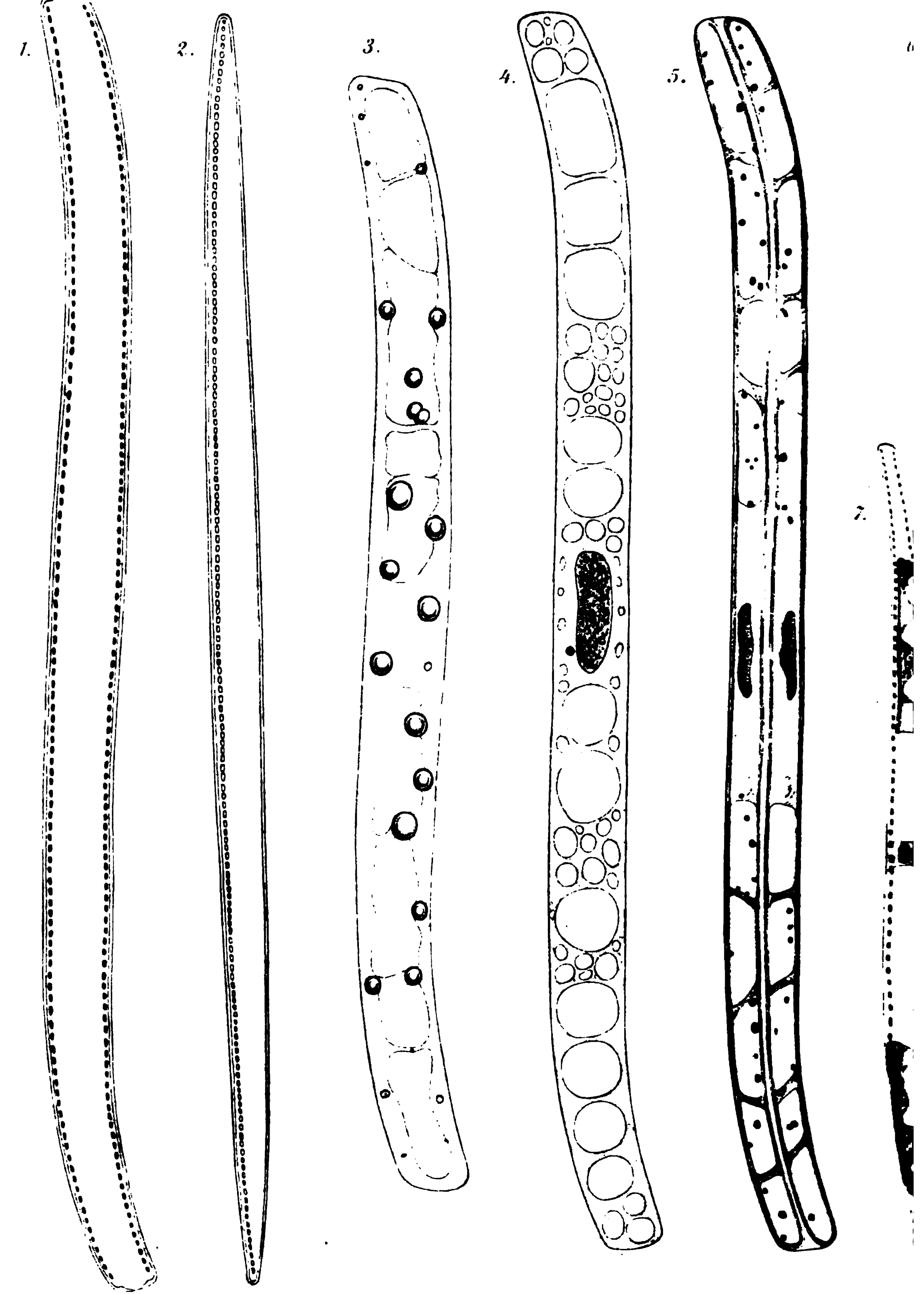
Ich beobachtete bis jetzt zwei Arten farbloser Diatomeen, die beide der grossen Gattung *Nitzschia* angehören, und schon bei flüchtiger Betrachtung leicht dadurch zu unterscheiden sind, dass, in der Gürtellage betrachtet, die eine sigmoid geschwungen, die andere rechteckig ist. Der Inhalt bietet, abgesehen von dem vollkommenen Mangel an Diatomin[1]), nichts, was nicht auch bei braunen Diatomeen bekannt geworden wäre. Dasselbe gilt von der Bewegung und sonstigen Lebensäusserungen; es sind beide Arten sehr kleine, äusserst bewegliche Formen, worin sie den in der Literatur bereits genannten farblosen Diatomeen gleichen. Auxosporenbildung konnte bis jetzt nicht beobachtet und auch durch Variation der Kulturbedingungen nicht erzwungen werden.

Niemals konnte ich in meinen Kulturen Uebergangsformen zwischen diesen farblosen und braunen Diatomeen nachweisen, noch gelang es, aus dem Bau des Panzers eine Identität der ersteren mit bereits beschriebenen braunen Arten zu construiren, was allerdings bei der formreichen und formflüssigen Gattung *Nitzschia* besonders schwierig ist. Da ohnehin aus einer Identität des Baues der Wandung auf eine specifische Identität nur dann geschlossen werden dürfte, wenn der directe Uebergang der farblosen in die braune Form oder umgekehrt unter dem Mikroskop oder durch einwandfreie Kulturmethoden hätte sicher gestellt werden können, so seien die beiden farblosen Nitzschien, schon aus Gründen der Bequemlichkeit, mit neuen Namen belegt; die sigmoide, zu der Grunow'schen Gruppe der „*Nitzschiae Sigmata*" gehörige, mag *Nitzschia leucosigma* (Fig. 1—6 Taf. XIII), die andere, den „*Nitzschiae dissipatae*" zuzuzählende, soll *N. putrida* (Fig. 12—16) heissen. Die letztere ist möglicher Weise mit der von Cohn beschriebenen *Synedra putrida* identisch.

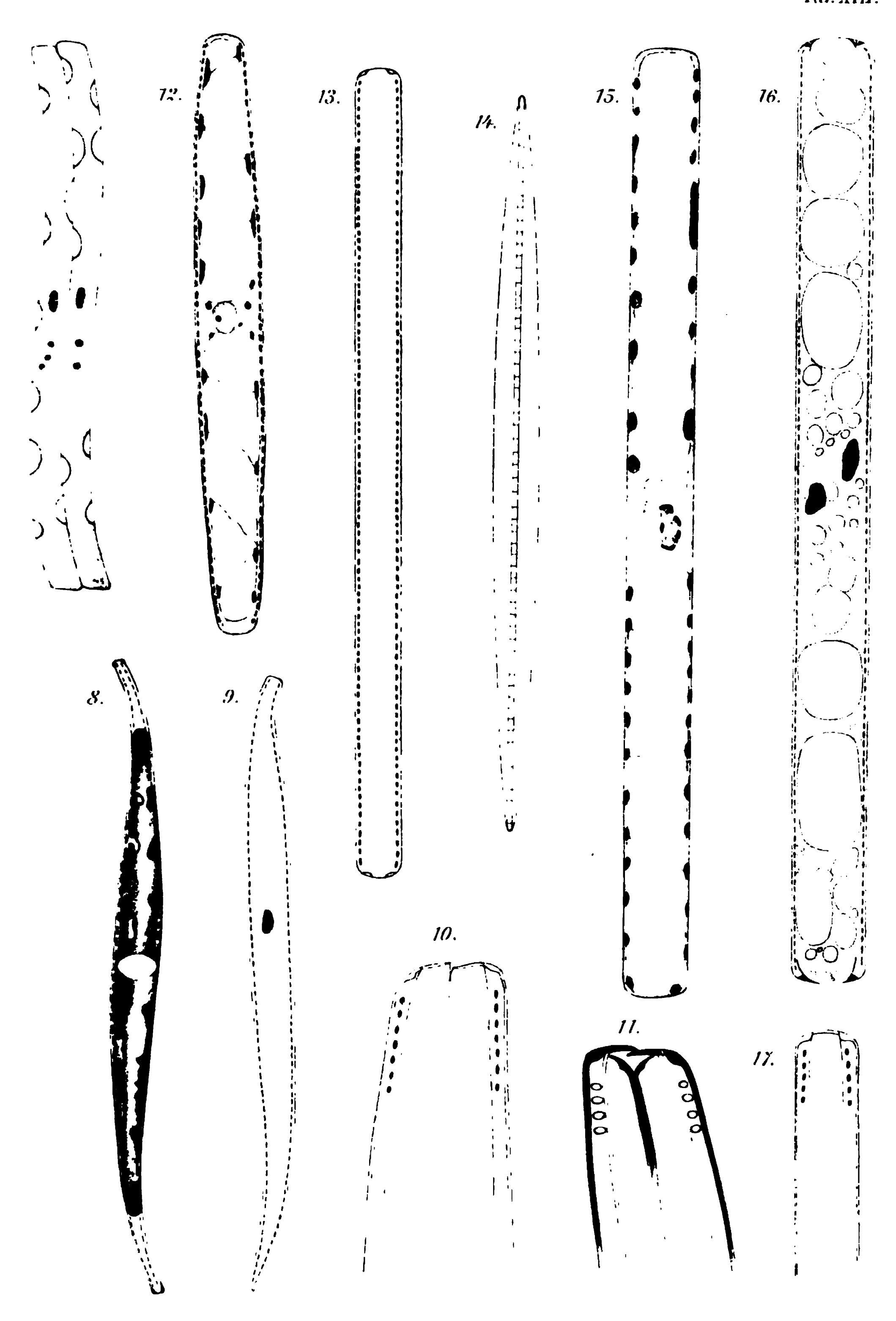
Beide Arten liessen sich leicht Monate lang im Licht wie im Dunkeln kultiviren und vermehrten sich dabei lebhaft, falls nur für Erneuerung der Nährlösung gesorgt, d. h. einer Erschöpfung derselben an organischen Stoffen vorgebeugt wurde. Die schon von

---

1) Die Frage, ob Leukoplasten vorhanden sind, musste vor der Hand unentschieden bleiben.


1.
2.
3.
4.
5.
7.

Taf. XIII.



früheren Forschern mit allem Grund vermuthete heterotrophe Lebensweise derselben ist damit über allen Zweifel erhoben worden.

In der freien Natur konnten beide Arten während des verflossenen Winters an verschiedenen Stellen der Kieler Föhrde beobachtet werden; sie bevorzugen natürlich solche Stellen des Meeresgrundes, an denen verwesende oder faulende Stoffe in reichlicher Menge vorhanden sind, wie das neuerdings auch für viele braune Arten bekannt geworden ist (Karsten, p. 143). Meist kamen beide Arten in grosser Zahl und häufig vergesellschaftet vor. Vielleicht ist *N. putrida* etwas häufiger wie *N. leucosigma*, doch gestatten meine Erfahrungen darüber noch kein abschliessendes Urtheil zu fällen.

Die Arbeit wurde während des vergangenen Wintersemesters im Botanischen Institute zu Kiel ausgeführt. Herr Prof. Reinke unterstützte mich hierbei freundlichst durch Ueberlassung von Literatur; aus demselben Grunde bin ich ausserdem den Herren Karsten (Bonn), Klebs (Halle), Lohmann (Kiel), Miquel (Paris) und O. Müller (Berlin) zu Danke verpflichtet. Der letzt genannte ausgezeichnete Diatomeenkenner hatte ausserdem die grosse Freundlichkeit, mich in einigen systematischen Fragen mit seinem Rathe zu unterstützen.

Literatur.

Cohn (p. 135) beobachtete farblose Diatomeen an faulenden Meeresalgen aus Triest; an den die Algen überziehenden Bakterienkahmhäuten bewegten sie sich lebhaft hin und her, und machten schon dadurch den zuerst auftauchenden Gedanken, es handle sich um absterbende oder abgestorbene Individuen, zu Schanden. Erst mit beendeter Fäulniss gingen sie ein und ihre Schalen häuften sich am Boden des Kulturgefässes an. Ihre Form glich der einen kleinen *Synedra*; sie erhielten den bezeichnenden Namen *Synedra putrida*. Abgesehen von dem Mangel an Endochrom sahen sie der *Synedra Fusidium*, d. h. der heute als *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. bezeichneten braunen Art sehr ähnlich. Unter Autor stellt die durchaus gerechtfertigte Vermuthung auf, es handle sich hier um eine „nach Pilzart sich ernährende“ Diatomee, die sich zu ihren braunen Verwandten etwa verhielte, wie *Spirochaete* zu

Spirulina. Für die systematische Angliederung sei jedoch die Form maassgebend und nicht die Ernährungsweise; der Organismus sei den Diatomeen zuzuzählen, und der Mangel an Farbstoff bedinge lediglich eine specifische Differenz; alles Ausführungen, die auch heute noch Jedermann unterschreiben wird.

Erst 30 Jahre später tauchen wieder farblose Diatomeen in der Literatur auf, und auch wieder nur im Rahmen einer kleinen Notiz: Um nämlich einen irrthümlichen Einwand von Schmitz, die als farblose Euglenen beschriebenen Flagellaten seien thatsächlich nur solche, in deren Zellen der Chlorophyllgehalt durch übermässige Anfüllung mit Reservestoffen verdeckt sei, zu widerlegen, und zu entkräften durch Heranziehung eines Beispiels aus einer anderen Pflanzengruppe, erwähnt Klebs (II, p. 172), dass er in Neapel von Berthold auf das Vorkommen farbloser Diatomeen an faulenden Florideen hingewiesen worden sei; später konnte er dort solche noch vielfach an anderen Algen (z. B. *Bryopsis*), sobald dieselben in Fäulniss übergingen, auffinden, auch längere Zeit kultiviren, und ihre Beweglichkeit, sowie ihre Zelltheilung beobachten. Es handelte sich um kleine, spindelförmige Individuen mit wenig körnigem Inhalt; der Kern lag in der centralen Plasmabrücke. Es wird die Möglichkeit discutirt, dass die Art nur eine farblose Standortsvarietät einer braunen, und die weitere, dass sie vielleicht mit der von Cohn beschriebenen Diatomee identisch sei.

Eine dritte, hier zu referirende Arbeit stammt von Lanzi. Dieser Forscher hatte sich zur Hauptaufgabe gestellt, den Nachweis zu führen, dass die Form der Endochromträger bei ein und derselben Diatomeenart variiren könne, und erwähnt dabei auch die Beobachtung, dass in einigen seiner Kulturen kleine, farblose Nitzschien sich lebhaft an Schleimmassen hin und her bewegt hätten; nach zwei Tagen seien sie in die braune *N. palea* übergegangen. So richtig augenscheinlich die erstgenannte Beobachtung ist, so wenig bewiesen scheint die zweite zu sein, wenn auch die Möglichkeit ihrer Richtigkeit keinesfalls bestritten werden darf; denn von einer mikroskopischen Controlle jenes Ueberganges ist nicht die Rede, so viel ich aus dem mir allein zugänglichen Referate Grunow's ersehen kann (Botan. Centralbl. 1887, Bd. 39, p. 321 f.).

Auch an verschiedenen Stellen der in Deutschland zu wenig bekannt gewordenen Diatomeenarbeiten des französischen Bakterio-

logen Miquel ist die Rede von farblosen Diatomeen, die vollkommen lebensfrisch und beweglich gewesen seien (z. B. I, p. 170, II, p. 15). Soweit aus dem Texte ersehen werden kann, nimmt der Autor an, es handle sich hier nicht um dauernd farblose Arten, sondern nur um solche, die unter dem Drucke gewisser Kulturverhältnisse ihren Farbstoff eingebüsst hätten. Es wird die Angabe gemacht, dass durch Hinzufügen von Glycerin, Kohlenhydraten, Alkohol etc. zu der üblichen Nährlösung dieser Verlust des Farbstoffes zu erzwingen sei; gewiss ein hübsches Beispiel einer zweckentsprechenden Reaction des Organismus.

Um welche der vielen von Miquel kultivirten See- oder Süsswasserdiatomeen es sich gehandelt hat, bezw. woher dieselben stammten, finden wir nicht angeführt.

Als letzte Arbeit ist nun noch die schon erwähnte Provacek'sche zu besprechen. Dieser Autor beobachtete seine Art ebenso wie Cohn an faulenden Triester Algen (Fetzen von Ulva); es war wiederum eine kleine, lebhaft bewegliche Form, mit chemotactischer Reizbarkeit begabt, die *Synedra hyalina* getauft wird. Aus der Angabe, dass es eine lebhafte Form gewesen ist und aus der allerdings etwas kleinen Abbildung geht hervor, dass es sich in Wirklichkeit auch hier wieder um eine *Nitzschia* gehandelt hat.

Der Verfasser hat das Verdienst, dem Protoplasmaleib seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet zu haben; da seine Befunde sich hier vielfach mit den meinigen decken, so komme ich nachher noch auf dieselben im Einzelnen zurück. Dasselbe gilt von den ernährungsphysiologischen Ausführungen. Das Eine sei nur noch jetzt schon erwähnt, dass Provacek auch eine mit vier gelbgrünen Endochromplatten versehene Form in seinen Kulturen fand, die vielleicht eine „Parallelform" zu der farblosen darstellt.

Zum Schluss ist noch zu berichten, dass nach Angabe von Scherffel (l. c.) und Provacek (l. c.) auch Palla in Triest farblose Diatomeen beobachtete, und zwar sowohl die Provacek'sche Form als auch eine andere, grössere.

Ein Rückblick zeigt somit, dass von verschiedenen Standorten, vorwiegend jedoch aus der nördlichen Adria, farblose Diatomeen beschrieben worden sind, deren stetes Vorkommen an faulenden Algenmassen, abgesehen von ihrer Farblosigkeit, auf die saprophytische Lebensweise hindeutet; es handelt sich hauptsächlich, vielleicht sogar ausschliesslich um Arten der Gattung *Nitzschia*.

Um nachher nicht abermals auf die oben schon berührte Frage zurückkommen zu müssen, ob nämlich eine der bereits beschriebenen Arten mit einer der von mir jetzt gefundenen identisch sei, bemerke ich, dass meine *N. putrida* vielleicht mit der von Cohn, Klebs, Lanzi und Provacek beobachteten Diatomee identisch ist, vorausgesetzt, dass diese Autoren alle ein und dieselbe Art vor Augen hatten. Eben wegen dieser möglichen Identität liess ich derselben die Cohn'sche Speciesbezeichnung. Der Frage länger nachzuhängen hätte deshalb sehr wenig Zweck, weil eine sichere Identificirung bei der fragmentarischen Beschreibung und Abbildung, die von den meisten dieser Autoren gegeben wird, doch nicht wohl möglich ist. — *N. leucosigma* ist wohl sicher noch niemals beschrieben worden.

Der Mittheilung unserer eigenen Befunde sei noch ein Wort über die mikroskopische Technik vorausgeschickt:

Zum Studium der Wandung wurden die Zellen mittels Eau de Javelle (Noll, p. 521) und Alkohol zunächst ihres Inhaltes beraubt und dann in Nelkenöl, Canadabalsam oder Styrax eingeschlossen; noch bessere Präparate erhält man, wenn man mit alkoholischer Methylviolettlösung färbt und dann direct mit Nelkenöl auswäscht.

Das Studium des Plasmas und seiner Einschlüsse erfolgte sowohl an der lebenden Zelle, wie auch an der fixirten und gefärbten. Als Fixirmittel kam Jod in Seewasser, Osmiumsäure, Sublimateisessig, Pikrinnigrosin zur Verwendung, als Färbemittel fast ausschliesslich Hämalaun, selten auch Carmalaun, Methylenblau, Methylviolett.

Wegen der geringen Grösse der Zellen mussten starke Systeme zur Beobachtung benutzt werden; man vergleiche darüber die Tafelerklärung. Dort ist auch die jeweilige Vergrösserung der zur Darstellung gelangten Figuren verzeichnet.

Morphologie und Systematik.

1. Form und Structur der Wandung; Grössenverhältnisse; Vergleich mit anderen Arten.

Fig. 1 stellt *Nitzschia leucosigma* in der Gürtellage dar, Fig. 2 ist die Ansicht von der Schalenseite aus. Fig. 13 und 14 Taf. XIII

sind die entsprechenden Bilder von *Nitzschia putrida*. Die sigmoid geschwungene Apicalebene der ersteren, die rechteckige der letzteren ist, wie schon erwähnt, ein sofort in die Augen fallendes Unterscheidungsmerkmal, wenn beide Arten die Gürtellage einnehmen. Ein Vergleich der relativ breiten Gürtelansicht mit der schmäleren Schalenansicht ergiebt weiter, dass beide Arten, wie das bekanntlich auch für ihre Verwandten gilt, „auf der Kante stehen", wenn sie ihre Schalenansicht darbieten.

Eine Structur, etwa Streifung der Schalen, konnte nicht mit Sicherheit beobachtet werden; falls eine solche überhaupt vorhanden ist, wie das aus dem Vorkommen bei anderen Nitzschien geschlossen werden könnte, muss sie somit äusserst fein sein[1]). Die ganze Wand ist sehr dünn und zart, was auch sonst für leicht bewegliche Diatomeen bekannt ist (Karsten, p. 170). Es ergiebt sich diese Zartheit u. a. auch daraus, dass das Uebergreifen der einen Schale über die andere am Apex in der Gürtellage selbst bei sehr starker Vergrösserung meist nicht ohne Weiteres sichtbar ist; jedoch tritt das immer dann deutlich in die Erscheinung, wenn man durch Druck die Schale etwas klaffen macht, wie das in Fig. 10 für *N. leucosigma* dargestellt ist.

Den sicheren Beweis der Zugehörigkeit zur Gattung *Nitzschia* erbringt nun ausser der allgemeinen Form das Vorhandensein der diese Gattung kennzeichnenden sog. „Canalraphe", d. h. des durch die Untersuchungen Müller's bei *Nitzschia* genauer bekannt gewordenen Bewegungsorganes; ich erinnere kurz an den Bau dieser Canalraphe:

Die Schalen der Nitzschien sind gekielt; in dem Kiele verläuft ein Canal; der Canal communicirt nach der einen Seite mittels zahlreicher Röhrchen oder Tüpfel, der sog. „Kielpunkte" der Systematiker mit dem Zellinneren, nach der anderen Seite mittels eines schmalen, über alle Röhrchen hinlaufenden Spaltes mit der Aussenwelt. An den Enden der Schalen ist ein kleiner Endknoten vorhanden.

Diesen Bau der Canalraphe, den Müller durch Beobachtung von *Nitschia sigmoidea* und *Bacillaria paradoxa* erschloss, konnte

1) Die Frage, ob eine Streifung, wie bei den anderen Nitzschien, vorhanden ist oder nicht, wäre u. U. an Schalenpräparaten zu erkennen, die noch mehr nach allen Regeln der Diatomeenpräparirkunst hergestellt sind, als unsere (z. B. Ausglühen, Behandeln mit starken Chemicalien etc.).

ich auch in allen Einzelheiten an verschiedenen braunen Nitzschien (z. B. *sigma valida*, *spathulata* etc.) beobachten. Bei meinen kleinen farblosen Arten verhinderte zwar die geringe Grösse und Zartheit der Formen die sichere Erkenntniss einiger Details, doch ergaben schon die gröberen Bauverhältnisse mit aller Sicherheit, dass auch hier eine durchaus typische Nitzschienraphe vorliegt. Man vergleiche meine Bilder in Fig. 1, 2, 3, 14, und ganz besonders die der stark vergrösserten Apices beider Arten in Fig. 10 und 17 mit den Bildern, wie sie Müller (III, Taf. 3, Fig. 3 und 4) giebt, oder mit meiner Fig. 11, die den Apex von *Nitzschia sigma valida* darstellt an einem Exemplare, das während der Zelltheilung fixirt wurde.

Besonders deutlich fallen schon bei mittelstarker Vergrösserung die „Kielpunkte" auf, sowohl bei Betrachtung der Gürtelband- wie der Schalenseite. Der Abstand dieser Punkte, der für systematische Zwecke Verwerthung findet, war bei meinen Arten ein solcher, dass etwa 10—13 auf 10 μ entfallen. Dieser Abstand ist nämlich keineswegs constant, vielmehr schon bei ein und demselben Individuum an verschiedenen Stellen des Kieles verschieden.

Während dies Alles für die Raphe beider Arten gilt, ergiebt sich nun ein für die Systematik wichtiger Unterschied zwischen beiden, der in der Lage des Kieles bezw. der Canalraphe liegt: Die Schalen von *N. leucosigma* sind mit stark excentrischem, die Schalen von *N. putrida* mit genau medianem Kiele versehen, wie das die Schalenansichten ergeben; in Fig. 1 sieht man die Canalraphe seitlich, in Fig. 14 Taf. XIII in der Mitte verlaufen.

Auch bezüglich der Grössenmaasse besteht ein Unterschied zwischen beiden Arten: *N. leucosigma* ist etwas grösser, wie die andere Art, und dieser Unterschied wurde in so vielen Kulturen beobachtet, dass er wahrscheinlich allgemein zutreffen und einen specifischen Charakter haben dürfte.

Die Länge der Apicalachse von *N. leucosigma* beträgt im Durchschnitt etwa 100 μ; das längste gemessene Exemplar zeigte 130 μ. Die Länge von *N. putrida* betrug durchschnittlich nur 60—70 μ, in maximo 100 μ. Die mit dem Alter der Zelle natürlich zunehmende „Breite" (Länge der Pervalvarachse) ist in ihrem Verhältniss zur Länge der Apicalachse aus den verschiedenen Figuren zu entnehmen.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Wandung wurden keine Untersuchungen angestellt; es wurde nur festgestellt, dass das Verhalten gegenüber Farbstoffen, das auch für die Panzer

anderer Diatomeen geltende war; die grosse Sprödigkeit (Verkieselung) war ferner ebenfalls zu beobachten.

Bedauerlicher Weise ist es bis heute noch nicht gelungen, dem Protoplasmakörper der Nitzschien constante und brauchbare Merkmale abzuringen behufs Abgrenzung der vielen Arten dieser grossen Gattung (cf. z. B. Karsten, p. 128). Vielmehr ist man im Wesentlichen auf den Bau der Wandung angewiesen, wenn man eine Art derselben bestimmen will.

Wir können daher im Anschluss an die Besprechung des Kieselpanzers und vor Abhandlung des Zellinhaltes die Frage discutiren, innerhalb welcher der vielen Gruppen, in die von den Specialisten die Gattung *Nitzschia* gespalten worden ist, unseren Arten eine Stellung zukommt. Zwar ist das ein Punkt, der ebenso wie manche der eben behandelten, nur ein sehr specielles Interesse bietet; immerhin entschloss ich mich zum Eingehen auf diese Einzelheiten, um für weitere Studien einen möglichst sicheren Grund zu schaffen, denn, wie Karsten mit sehr viel Recht betont, ist unter den Diatomeen gerade die Gattung *Nitzschia* eine solche, deren monographische Bearbeitung dringend erwünscht wäre[1]); ausserdem arbeiten wir dadurch solchen Forschern vor, die etwa später einen genetischen Zusammenhang zwischen braunen und farblosen Arten constatiren sollten.

Wir berücksichtigen im Folgenden allein die Eintheilung Grunow's (cf. Grunow, und Cleve und Grunow).

N. leucosigma gehört zu der Gruppe der „*Sigmata*"; das ergiebt die Form der Zelle, und die excentrische Lage des Kieles. Innerhalb dieser Gruppe gehört sie wiederum zum Formenkreise der *N. Sigma* W. Sm.; von dem eigentlichen Typus weicht sie wesentlich nur durch ihre lineare, nicht sigmoide Schalenansicht ab. Ueber *N. Sigma* schreibt nun Grunow (p. 118) Folgendes: „*N. s.* umfasst einen ausserordentlich grossen Formenkreis, dessen äussere Glieder gewiss Niemand zu einer Art vereinigen würde, wenn nicht eine fast vollkommen geschlossene Reihe von Mittelgliedern dazwischen läge." Aus diesem Bekenntniss eines ausgezeichneten Kenners ergiebt sich die Aussichtslosigkeit des Versuches, unter den vielen Varietäten nach derjenigen zu suchen, die unserer Art am nächsten steht; ich begnüge mich daher mit der

---

1) Ob das allerdings ohne ausgedehnte Kulturversuche heutzutage noch möglich wäre, erscheint mehr als fraglich.

Angabe, dass bei alleiniger Rücksichtnahme auf die äussere Form die *N. sigma valida* diejenige unter den mir bekannt gewordenen ist, die mit *N. leucosigma* die meiste Aehnlichkeit aufweist (cf. die Abb. Fig. 7), doch unterscheidet sie sich, ganz abgesehen von ihrem Endochromgehalt, durch ihre viel beträchtlichere Grösse — ich maass Zellen von 400 μ Länge —, sowie durch die derbe Streifung der Schale. Uebergangsformen zwischen beiden rücksichtlich der Grösse oder anderer Qualiläten konnte ich in meinen Kulturen niemals finden [1]).

Nitzschia putrida gehört, wie der rechteckige Apicalschnitt und der mediane Kiel zeigt, entweder zu den „*Dissipatae*" oder auch zu den „*Spathulatae*", falls man für die zur letzteren Gruppe gehörigen nicht den Besitz zweier „Begleitlinien neben dem Kiel" verlangt (nach Cleve und Grunow (p. 90) sind diese „meist" vorhanden). Die ebenfalls nahestehende Gruppe der *Bacillaria* ist wesentlich durch die derbe Schalenstreifung verschieden.

Entscheiden wir uns, wie das wohl zutreffend sein dürfte, für die „*Dissipatae*", so ist zweifellos *N. dissipata* Ktzg. (Grun.) in der Form *media* oder *Acula* (Hantzsch) die *N. putrida* der Wandung nach nächst stehende braune Form [2]).

Ehe wir uns der Besprechung des Zellinhaltes zuwenden, noch ein paar Worte über gelegentliche Formabweichungen:

N. leucosigma trat manchmal in eigenartigen Involutionsformen auf, die ich ursprünglich mit der Auxosporenbildung glaubte in Zusammenhang bringen zu müssen. Doch starben dieselben, in Kultur genommen, immer nach einiger Zeit ab, so dass ich mich der eben genannten Deutung zuwendete. Sie traten immer auf

1) Habituell und nach den Grössenangaben würde *N. leucosigma* mit *N. vermicularis* (Ktzg) Grun. nahe übereinstimmen (cfr. die Bilder bei van Heurck I, Taf. 64, und II, Taf. 16); auch würde dazu passen, dass diese Art (Cleve & Grunow p. 91) gelegentlich mit in der Mitte aufgebauchten Frusteln vorkommt (vielleicht = *N. lamprocarpa* Hantzsch), denn das gilt auch für *N. leucosigma*, cfr. unter „Involutionsformen". Doch sind *vermicularis* und *lamprocarpa* mit medianem Kiel versehen und daher zu den „*Sigmoideae*" und nicht den „*Sigmata*" gehörig. Nebenbei sei hingewiesen auf Fig. 8, die eine kleine, mit excentrischem Kiel, derber Schalenstreifung und aufgebauchter Mitte versehen, braune Sigmaform darstellt, die ich in meinen Kulturen häufig beobachtete, ohne jedoch jemals einen genetischen Zusammenhang mit *N. leucosigma* constatiren zu können.

2) Falls Provacek wirklich dieselbe Art beobachtet hat, die ich *N. putrida* nenne, so hat er nur sehr kleine Zellen vor Augen gehabt; denn er giebt ihre Länge in maximo auf 40 μ an; *Nitzschia dissipata minutissima* würde dann wohl die entsprechende braune Art sein.

in alternden Kulturen, deren Erschöpfung der Vermehrung der Nitzschien ein Ziel setzte. Oft wichen sie von der normalen Form dadurch ab, dass sie in der Mitte regelmässig aufgebaucht waren, also, abgesehen vom Endochromgehalt, etwa aussahen wie die in Fig. 8, Taf. XIII abgebildete Diatomee, und sich somit zu dem Typus ähnlich verhielten, wie etwa *N. vermicularis* zu *N. lamprocarpa* (cf. Anm. a. v. S.). Häufig war aber auch die Aufblähung eine durchaus unregelmässige; eine solche Form ist in Fig. 9 abgebildet. Nicht selten bestand auch die Involution darin, dass die Schalen an einem Ende viel weiter auseinander geschoben waren, als am anderen, sodass der Eindruck erweckt wurde, als hätten die Zellen nur noch am einen Ende die nöthige Kraft zum Wachsthum gehabt. Dass solche Formen noch lebten, ergab schon ohne Weiteres ihre Beweglichkeit.

N. putrida zeigte keine derartigen unregelmässigen Involutionsformen, wohl aber kam es vor, dass auch sie dadurch vom Typus etwas abwich, dass sie in der Mitte schwach aufgebaucht war, wenn man sie in der Gürtellage besah. Fig. 12, Taf. XIII zeigt einen solchen Fall; es ist mir zweifelhaft, ob diese Form mit der typischen *putrida* wirklich zu einer Art zusammenzuziehen ist; doch thue ich es der Einfachheit halber um so mehr, als Uebergangsformen zwischen dem Typus und Fig. 12 vorkamen[1]).

Noch eine Abweichung von der normalen Form wurde wenige Male beobachtet, die darin bestand, dass der Kiel an beiden Enden der Zelle stark verdickt war, sodass diese Form entschieden Hinneigung zu der *N. spathulata* zeigte und vielleicht dem Schalenbau nach am nächsten mit *N. spathulata hyalina* verwandt wäre.

2. Protoplasma nebst Einschlüssen.

Vorweg sei bemerkt, dass irgend welche Unterschiede im Bau des Plasmas und seiner Organe oder Stoffwechselproducte bei beiden Arten nicht nachzuweisen waren, sodass die Beschreibung beider gemeinsam erfolgen kann.

Das Protoplasma ist in der für alle Nitzschien charakteristischen Weise derart angeordnet, dass es einen Wandbeleg bildet

1) Man vergl. auch die Abb. von *N. dissipata* bei van Heurck; einzelne der abgebildeten Exemplare zeigen ebenfalls eine derartige schwache Aufbauchung der Schalen.

mit centraler Plasmabrücke, in welcher der Kern liegt (Pfitzer, p. 96, vergl. die Fig. 3—5, 12, 15, 16). Beiderseits der Kernbrücke erstreckt sich entweder je eine lange Vacuole bis gegen das Ende der Zelle, oder der Zellsaft ist durch Plasmalamellen in mehrere Vacuolen zertheilt; diese Lamellen laufen entweder kreuz und quer oder auch, nicht gerade selten, parallel zu einander und senkrecht zur Längserstreckung der Zelle, sodass diese in der Gürtellage einen eigenartigen leiterähnlichen Eindruck gewährt. Häufig ist auch die Zelle sehr plasma-, oder allgemeiner gesagt, inhaltsreich; es ist dann der Zellsaft nur in Form vieler kleiner Vacuolen ausgebildet.

Das Plasma pflegt, wie schon Klebs und neuerdings Provacek bei ihren Arten fanden, wenig körnig zu sein; nur falls es durch viele sehr kleine Vacuolen schaumig wird, kann es den Eindruck einer körnigen Masse gewähren: letzteres gilt z. B. häufig für das den Kern umlagernde Plasma.

Zum Studium des Plasmas in einem dem lebendigen möglichst ähnlichen Zustand ist bei diesen leicht beweglichen Arten kurzes Fixiren mit Osmiumdämpfen empfehlenswerth; Fig. 3, Taf. XIII ist nach einem solchen Präparate entworfen.

Was den Kern betrifft, so ist derselbe, wie aus Fig. 3 hervorgeht, ohne weitere Präparation nicht immer sichtbar; das ist für andere Diatomeen ja auch schon bekannt. Die Lauterborn'sche Beobachtung (p. 49) dass derselbe in inhaltsarmen, dem Tod verfallenen Zellen deutlichere Contouren aufzuweisen pflegt, kann ich bestätigen, fand jedoch, dass dies nicht bloss unmittelbar vor dem Tode, sondern auch bei vollkommen lebenskräftigen Zellen der Fall sein kann.

Nach Fixiren mit Jod tritt der Kern meist deutlich hervor, und man kann dann constatiren, dass derselbe bei *N. leucosigma* länglich, bei *putrida* und zwar besonders bei kleinen Exemplaren dieser Art oft mehr rundlich erscheint. Entweder liegt er in der Mitte der Plasmabrücke, oder auch der einen Schale mehr genähert.

Zum genauen Studium der Kernstructur ist Färbung unumgänglich nöthig; die von mir am meisten studirten Präparate waren derart gewonnen, dass die Zelle auf dem Objectträger zehn Minuten mit 1procentiger Osmiumsäure fixirt, dann mit Wasser ausgewaschen, allmählich an absoluten Alkohol und dann wieder an Wasser gewöhnt, hierauf mit Hämalaun gefärbt und schliesslich

in Nelkenöl untersucht wurde. So sind die, den Fig. 4, 5 und 16 Taf. XIII zu Grunde liegenden Präparate gewonnen.

Die Structur entspricht vollkommen Lauterborn's trefflichen Abbildungen für *N. sigmoidea* (Taf. 3); ein Chromatingerüst ist stets zu erkennen und in demselben sind, wenn nicht immer, so doch meistens eine Anzahl Nucleolen nachzuweisen (cf. Fig. 4)[1].

Nach Kerntheilungsfiguren wurde nicht besonders gefahndet; ich begnügte mich damit, eine Anzahl Stadien, die unmittelbar hinter der eigentlichen Theilung liegen, zu finden und zwei derselben zu zeichnen. Fig. 16, Taf. XIII zeigt eine Zelle von *N. putrida* nahe vor der vollständigen Reconstruction der Tochterkerne; Nucleolen sind noch nicht sichtbar; die ausserordentlich geringe Zahl von Chromatinkörnern wird auffallen; offenbar handelt es sich um das Stadium unmittelbar bevor diese Körner im Begriffe sind, in mehrere kleinere zu zerfallen (Lauterborn p. 84). Die beiden Tochterkerne liegen nicht in gleicher Höhe, gleichsam, als wäre die Distanz der Schalen für die Theilungsfiguren nicht ausreichend gewesen; solche schiefe Lagerung der Tochterkerne wurde auch sonst nicht selten beobachtet, selbst nachdem die Theilung der Zelle schon vollkommen beendet war.

Fig. 5 Taf. XIII zeigt ein weiter fortgeschrittenes Stadium für *Nitzschia leucosigma*. Der Plasmaleib ist bereits vollkommen getheilt; die Regeneration der Kerne fast vollendet; diese müssen nur noch an Grösse zunehmen, um ihren definitiven Zustand zu erreichen. Man sieht hier u. a. auch die buckelförmige Auftreibung der zwei Kerne, die schon Lüders (p. 50) und Lauterborn (p. 84) bei anderen Nitzschien beobachtet haben.

Wenn ich auch mit diesen Andeutungen über Bau und Structur des Kernes mich auf Einzelheiten nicht eingelassen habe, sondern nur beweisen wollte, dass auch rücksichtlich des Kernbaues es sich um lebenskräftige, normale Diatomeen handelt, so soll damit doch nicht gesagt sein, dass nicht diese farblosen Organismen trotz ihrer geringen Grösse und wegen ihrer Durchsichtigkeit günstige Objecte seien für Detailstudien, zumal an der lebenden Zelle. Körnige, den Nucleolen sehr ähnliche Gebilde in der Nähe des Kernes scheinen nie zu fehlen; in Fig. 4 Taf. XIII ist z. B. ein solches abgebildet; über ihre Natur kann ich mich auf Grund meiner Erfahrungen nicht äussern.

1) Eigenthümlicher Weise gab Fixiren mit Sublimateisessig keine so guten Bilder; cfr. das unklare Kernbild der Fig. 15.

In dem Plasma der farblosen Nitzschien sah ich auch Gebilde, die schon Provacek durchaus richtig und so eingehend beschrieb, dass an der Identität dieser mit den von mir beobachteten Einschlüssen nicht wohl gezweifelt werden kann; es handelt sich um bald kleinere, bald grössere Organe von scheibenförmiger Gestalt, die entweder regelmässig oder unregelmässig im Plasma längs des Kieles der Schalen vertheilt sind; für ihre Lagerung ist charakteristisch, dass, obwohl ganz vom Plasma umgeben, sie immer in den Zellsaft hineinragen, indem sie das Plasma da, wo sie liegen, etwas aufbauchen. Sie sind in Fig. 12 nach dem Leben, in Fig. 15 Taf. XIII im fixirten Zustand abgebildet.

Im Leben sind es stark lichtbrechende, glänzende Gebilde, die entweder homogen oder (so auch Provacek) vacuolig erscheinen. In Alkohol sind sie unlöslich; mit Jod oder Osmiumsäure verfärben sie sich nicht. Fixirmittel lassen sie noch schärfer hervortreten, bedingen allerdings auch leicht eine starke Vacuolisirung; sehr deutlich werden sie z. B. nach Fixiren mit Sublimateisessig und Färben mit Haemalaun (Fig. 15 Taf. XIII) oder Methylviolett. Es tauchte mir natürlich zuerst der Gedanke auf, dass es sich um Leukoplasten handle, dagegen sprach auch nicht die Thatsache, dass die meisten braunen Nitzschien Endochromplatten und keine Körner führen, da auch coccochromatische Nitzschien existiren (Karsten, p. 114, Lanzi u. s. w.). Trotzdem liess ich die Annahme der Leukoplastennatur fallen und zwar besonders deshalb, weil in vielen Fällen diese Einschlüsse schlechterdings nicht nachzuweisen waren; und zwar auch in solchen Zellen nicht, die durchaus normal und lebenskräftig waren. Ich bescheide mich vorläufig damit, sie als Organe oder event. auch Stoffwechselproducte unbekannter Natur zu bezeichnen, und versuche auch nicht, sie mit einem der vielen z. Th. noch sehr problematischen Zellenorgane zu vergleichen, die bei Peridineen und anderen Flagellaten beobachtet worden sind. Die Thatsache, dass sie immer der Raphe angelagert sind, lässt die Möglichkeit durchblicken, dass sie in irgend einer Beziehung zur Bewegung stehen.

Aus diesen Ausführungen geht schon hervor, dass es mir nicht gelang, Leukoplasten nachzuweisen, was ich um so mehr bedauere, als die Form der Farbstoffträger neuerdings wieder mehr systematische Bedeutung zu gewinnen verspricht. Der Nachweis wurde durch Anwendung von Mitteln, die sonst Endochromträger deutlich hervortreten lassen, zu führen gesucht, z. B. durch Fixiren und Färben mit Pikrin-

nigrosin, durch Färben mit Bismarckbraun (nach Karsten), doch vergeblich. Auch Provacek, der sein Glück mit Chromessigsäure und Gentianaviolett versuchte, hatte keinen Erfolg, und leugnet das Vorkommen von Leukoplasten schlechtweg; ich möchte trotz meiner negativen Befunde das nicht so bestimmt ausdrücken, da bekanntlich schon bei braunen Arten, wenn sie klein und schwach gefärbt sind, die Abgrenzung des Chromatophors gegen das Plasma oft recht schwer zu erkennen ist[1]).

Reservestoffe: Es findet sich bei *N. leucosigma* und *putrida* derselbe Stoff als transitorisches Reserveproduct gespeichert, wie bei den braunen Arten, der, wohl mit Recht, als fettes Oel betrachtet wird (über einige Zweifel vergl. z. B. Miquel II, p. 5. Anm.), d. h. also jener Körper, der in Tropfenform in der Zelle ausgeschieden wird, in Alkohol abs. und Aether löslich ist, mit Osmiumsäure sich schwärzt oder doch bräunt, und aus Alcannatinctur sowie aus alkoh. Chlorophylllösung den Farbstoff speichert (cfr. Fig. 3 Taf. XIII, die eine ölführende Zelle darstellt).

Für die braunen Diatomeen ist bekannt, und ich kann hinzufügen, dass das auch für die farblosen gilt, dass sie unter ungünstigen Verhältnissen, bei Sauerstoffmangel (Lüders p. 42, Pfitzner p. 34, Müller I, p. 179) und unter sonstigen anomalen Ernährungsbedingungen, in ihrem Innern enorme Mengen dieses Oels aufstapeln; es scheint, dass der gesammte Zellsaft durch Oel verdrängt und ersetzt werden kann. Brachte ich solch verfettete Zellen in neue Kulturtropfen, so konnte ich die Auflösung des Fettes beobachten, und zwar schmolz dasselbe nicht von seinem Rande her, sondern schien von mehreren Punkten seines Inneren aus resorbirt zu werden, sodass zunächst ein Netz aus Oellamellen resultirte, das dann schliesslich auch verschwand. Solche grosse, scheinbar einheitliche Fettmassen sind übrigens meist in Wirklichkeit durch Plasmalamellen zerklüftet, wie das nach Alkoholbehandlung sichtbar wird.

---

1) Bekanntlich sind gelegentlich, zumal in alten Kulturen, braungefärbte Diatomeen stark verblasst, sodass bei flüchtiger Beobachtung der Verdacht vollkommener Farblosigkeit aufsteigen könnte. Trotzdem blieb es mir nur ganz selten und zwar nur bei kleinen mit Fett überladenen Formen zweifelhaft, ob thatsächlich der Farbstoff fehle (z. B. gelegentlich bei Naviculen, *Nitzschia Closterium, Synedra Hennedyana?*, auch kleinen Planktonformen); in allen anderen Fällen liessen sich die Farbstoffträger bei richtiger Regulirung der Beleuchtung u. s. w. stets nachweisen, und diese bloss schwach gefärbten von den zwei wirklich farblosen Arten somit aufs Schärfste unterscheiden.

Auch die besonders von Lauterborn neuerdings studirten und als häufige Einschlüsse der Diatomeenzellen erkannten Bütschlischen „rothen Kugeln“ fand ich nicht selten in dem Plasma beider farbloser Nitzschien. Sie traten auf als kleine, meist in grösserer Zahl in der Zelle vertheilte Körnchen; den anderen von Lauterborn beschriebenen Modus ihres Vorkommens, dass sie nämlich in geringer Zahl als Einschlüsse von grösserer Gestalt und bestimmter Lagerung auftreten, konnte ich nicht beobachten. Dass es sich bei den von mir beobachteten Gebilden wirklich um die Bütschli'schen Kugeln gehandelt hat, entnehme ich besonders aus ihrem auffallend raschen Speichervermögen für Haemalaun, mit dem dieselben eine röthliche Färbung annehmen. Eine kleine Differenz gegenüber den Lauterborn'schen Angaben finde ich darin, dass sie auch nach Fixiren der Zelle mit Osmium leicht nachzuweisen waren, während das nach Lauterborn auf Schwierigkeit stossen soll[1]).

Uebrigens halte ich es keineswegs für ausgeschlossen, dass unter dem Namen der B. K. doch trotz der charakteristischen Reactionen heterogene Dinge zusammengefasst werden, um so mehr, als die Bedeutung dieser Einschlüsse vorläufig noch in tiefstes Dunkel gehüllt ist.

In Fig. 5 Taf. XIII ist ein Zellenpaar von *N. leucosigma* abgebildet, welches die B. K. in grosser Menge enthält; es ist aus dieser Figur nebenbei ersichtlich, dass dieselben bei der Zelltheilung nicht in gleicher Zahl auf die Tochterzellen überzugehen brauchen.

Auch die von Schütt (I.) an Diatomeen und Peridineen beobachtete und treffend als „Speckglanz“ bezeichnete Erscheinung konnte ich nicht selten beobachten; dieselbe besteht darin, dass die ganze Zelle äusserst glänzend und stark lichtbrechend wird, wie Schütt vermuthet in Folge Speicherung irgend eines stark lichtbrechenden Reservestoffes. Besonders in Hängetropfenkulturen zeigte sich die Erscheinung des Speckglanzes nicht selten. Die Zellen litten offenbar keineswegs darunter; trotzdem dürfte es eine Folge abnormer Lebensbedingungen sein. Ich verfolgte den Punkt nicht weiter und kann deshalb auch nichts weiter darüber mittheilen.

1) Ueber weitere Reactionen der B. K. vergl. Lauterborn l. c. Ich konnte übrigens die B. K. bei fast allen marinen Diatomeen beobachten. Unter vielen nenne ich bloss: *Pleurosigma angulatum*, *fasciola*, *Navicula Cyprinus* u. a., *Nitzschia sigma*, *spathulata* etc.

Zum Schluss ein Wort über den Inhalt der oben erwähnten Involutionsformen; derselbe war ohne Besonderheiten und enthielt Kern, Oeltropfen, Bütschli'sche Kugeln etc. wie die normalen Zellen. Die Lagerung des Kernes betreffend fiel auf, dass derselbe meist verlagert erschien nach der dicksten Stelle der Zelle, z. B. nach dem einen Apex, wenn die Zelle an diesem stärker gewachsen, die Schalen weiter auseinander geschoben waren, als am anderen[1]).

Biologie.

1. Bewegungserscheinungen; Reizplasmolyse.

Wie schon erwähnt, ist die Beweglichkeit der farblosen Diatomeen von allen Forschern übereinstimmend als eine sehr grosse bezeichnet worden, und auch ich habe schon berichtet, dass ich mich dem durchaus anschliessen kann. Immerhin möchte ich nicht mit Provacek behaupten, dass diese Bewegung nun eine entschieden schnellere sei, wie die aller braunen Diatomeen, denn lebhafte Formen unter den letzteren, wie etwa Naviculen, Pleurosigmen, Nitzschien, *Synedra Hennedyana* (?) können sich mindestens ebenso schnell bewegen.

Natürlich sind solche schnell bewegliche Formen, wie *N. leucosigma* und *putrida* geeignet, wie kaum andere, um Bewegungstheorien der Diatomeen zu prüfen und, wie ich gleich hinzufügen kann, die O. Müller'sche durch weitere Belege zu stützen. Ich beschränke mich in den folgenden Ausführungen ohne Neues zu bieten, darauf, diese Theorie durch einige Mittheilungen zu illustriren und nur nebenher auf einige Punkte hinzudeuten, die vielleicht noch einer weiteren Forschung werth wären.

Das punctum saliens dieser Theorie ist bekanntlich, dass während der Bewegung ein Contact des Bewegungsorganes, der Raphe, mit dem Substrat nicht erforderlich ist; die Bewegung erfolgt sowohl, wenn die Zelle ihre Schalen-, als auch, wenn sie die Gürtelseite dem Beobachter darbietet, und wenn äussere Verhältnisse einen Wechsel der Lage bedingen, so braucht während

1) Um anmerkungsweise noch ein weiteres Merkmal zu nennen, in dem die farblosen mit den braunen Diatomeen (wie überhaupt mit vielen Pflanzenzellen) übereinstimmen, erwähne ich, dass als Vorbote des nahen Todes sehr oft Körnchenbewegung im Zellsaft auftritt; Zellen, die diese Erscheinung zeigen, können sich übrigens noch sehr lange lebhaft bewegen.

dieses Wechsels die Bewegung keineswegs nachzulassen. Eine bestimmte „Bewegungslage“, um Müller zu citiren, existirt also nicht (IV, p. 111), und die plausibelste, auch durch Müller's Rechnung als physikalisch zulässig erwiesene Hypothese ist die, dass die Reibung des in der Raphe entgegengesetzt der angestrebten Bewegungsrichtung strömenden Plasmas an dem Aussenmedium die erforderliche motorische Kraft liefert. Je grösser die Reibung, um so grösser die motorische Kraft, um so schneller die Bewegung; doch ist die Reibung an Wasser schon eine mehr als hinreichende (Müller, l. c.)[1]).

Unsere zwei Nitzschien bieten nun aber ausgezeichnete Gelegenheit, zu beobachten, dass, unbeschadet der Richtigkeit der obigen Ausführungen, eine bevorzugte Bewegungslage existiren kann (Karsten, p. 170, Müller III, p. 450). Diese Bevorzugung kann entweder eine specifische sein, d. h. aus der Form der betr. Art resultiren, oder sie ist der Art nicht inhärent, sondern hängt von der Qualität des Substrates ab.

Ein gutes Beispiel für den ersten Fall bietet die *N. leucosigma*; wegen ihrer sigmoiden Krümmung wird man sie in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle so gleiten sehen, dass sie dem Substrat ihre Gürtelbandseite zukehrt; das in der Raphe strömende Plasma ist im Contact mit dem Wasser und nicht dem Substrate; das hindert nicht, dass sie gelegentlich ebenso schnell auf einer Schale dahingleitet, z. B. um sich zwischen zwei Hindernissen durchzuzwängen.

Den Einfluss der Qualität des Substrates kann man andererseits besonders gut bei der Bewegung von *N. putrida* verfolgen. Glitt diese Art an oder auf Bakterienkahmhäuten dahin, so sah ich sie fast immer mit der Gürtelseite (und nicht mit der Raphe) in Contact mit der Unterlage; offenbar ist die Reibung des motorischen Plasmas am Wasser günstiger als an der schleimigen Haut.

Das Bild war aber gerade das entgegengesetzte, wenn die Art auf dem Glase des Objectträgers sich bewegte; für diesen Fall kann ich nämlich die Angaben Hauptfleisch's, dass während der Bewegung immer mindestens ein Theil der Raphe mit dem Substrat in Berührung sei, unterschreiben; die Beobachtungen dieses Forschers sind zweifellos richtig, nur wurde er dadurch zu Fehlschlüssen geleitet, dass er auf die Qualität des Substrates keine

1) Bei Anwendung dieser in erster Linie auf Navicula etc. berechneten Hypothese auf Nitzschia bedarf allerdings Existenz und Bedeutung der „Kielpunkte“ noch der Erklärung.

Rücksicht nahm. Auf Glas glitt, wie gesagt, die *N. putrida* immer auf der Raphe, meist etwas schräg liegend, dahin und erreichte unter diesen Reibungsverhältnissen eine besonders grosse Geschwindigkeit. Wurde sie zufällig durch ein anderes Exemplar seitlich gerammt, so dass sie auf die breite Gürtelseite umfiel, so stockte die Bewegung, und fing nicht eher wieder an, ehe die Zelle sich wieder auf den Kiel erhoben hatte[1]).

Dies Erheben auf die Kante findet vor und nicht während des Wiedereintrittes der Bewegung statt und ist in seinem Mechanismus noch vollkommen dunkel.

Noch ein Punkt wäre kurz zu berühren: Falls eine solche *Nitzschia* auf der dem Substrate zugewendeten Raphe dahinglitt, konnte ich nicht etwa bloss gelegentlich, sondern fast immer beobachten, dass Körnchen oder andere kleine Fremdkörper, die sich zufällig auf der oberen, dem Substrat abgewendeten Raphe dahinbewegten, von hinten nach vorne, also in der Bewegungsrichtung glitten, was darauf hinweist, dass das Plasma in der oberen Raphe in entgegengesetzter Richtung strömt, wie in der unteren, also der Bewegung entgegenarbeitet. Diese Beobachtung ist nicht neu, sondern schon von Schultze, Hauptfleisch (p. 10, 13, 14), sowie von Müller (I, p. 176) gemacht worden, und der letztere hat auch schon darauf hingewiesen (I, p. 177), dass die Thatsache so zu erklären sei, dass eben hier die Reibung des in der unteren Raphe strömenden Plasmas an dem Substrate (oder genauer an dem das Substrat, den Objectträger überziehenden Wasserhäutchen) grösser sei als die des oberen am Wasser; deshalb erzeuge das untere ein Plus an motorischer Kraft und sei ausschlaggebend für die Richtung der Bewegung. Immerhin scheint mir doch diese Beobachtung weiterer Erklärung bedürftig, denn es ist nicht recht einzusehen, warum die Zelle sich unnöthig ihre Arbeit erschweren soll; vielleicht kommt in Betracht, dass durch die Stromrichtung in der oberen Raphe der vordere Apex etwas gehoben wird und dadurch eventuell kleine Hindernisse leichter überglitten werden können.

Nicht selten sieht man auch, dass die Zellen sich am einen Ende festkleben, sei es am Substrat, sei es an der Wasseroberfläche von innen. In beiden Fällen kann die Zelle pendelnde Bewegungen um ihren Stützpunkt ausführen (Pfitzer, p. 179, Hauptfleisch

1) cfr. Hauptfleisch (p. 8) „wenn das Individuum umgekampelt war, hörte die Bewegung regelmässig auf".

p. 29), die vielleicht auch auf ungleichsinnige Strömung des Plasmas in beiden Raphen zurückzuführen sind. Soviel über den Mechanismus der Bewegung.

Die Richtung der Bewegung ist oft scheinbar planlos; die Diatomeen lieben es bekanntlich, denselben Weg mehrmals hin und herzugleiten, das gilt auch für die farblosen.

Von äusseren Factoren, welche die Bewegung beeinflussen könnten, sei das Licht zunächst als absolut wirkungslos erwähnt; allerdings untersuchte ich nicht, ob etwa bei starker Beleuchtung sich negative Heliotaxis geltend macht.

Deutlich vorhanden ist jedoch, wie schon Provacek fand, positive Chemotaxis; in meinen Kulturen waren es hauptsächlich vermodernde *Zostera*-Fragmente, die von den Nitzschien mit Vorliebe umlagert wurden. Noch viel auffallender fand ich aber die positive Aerotaxis ausgebildet: brachte ich z. B. Nitzschien gleichzeitig mit anderen Organismen in den Hängetropfen einer Feuchtkammer und unter das Mikroskop, so beobachtete ich fast regelmässig, wie die Nitzschien sich unmittelbar nach dem Einbringen an den Rand des Tropfens bewegten, und an demselben, offenbar einen Ausweg suchend, unermüdlich dahinglitten, mit eiserner Consequenz oft tagelang den circulus vitiosus durchlaufend.

Plasmolyse: Ich benutzte die Fähigkeit meiner Diatomeen, sich plasmolysiren zu lassen, gelegentlich, um in einigen zweifelhaften Fällen festzustellen, ob es sich um lebende oder abgestorbene Individuen handle. Das Plasma hebt sich meist an mehreren Stellen bogenförmig vom Kiele her ab (Karsten, p. 152) und ist dann stets deutlich zu erkennen, selbst wenn im normalen Zustande der der Wand angepresste Plasmaschlauch sich wegen seiner Dünne und Durchsichtigkeit nicht deutlich markirt.

Interessanter in mancher Hinsicht ist die von Schütt zuerst bei Diatomeen und Peridineen beobachtete Erscheinung, die er „Reizplasmolyse“ nannte (I, p. 110f.) und die Karsten (p. 154) später offenbar auch beobachtete. In der äusseren Erscheinung der normalen Plasmolyse durchaus ähnlich, unterscheidet sie sich von dieser scharf dadurch, dass nicht nach physikalischen Gesetzen durch Lösungen, die unter höherem osmotischen Druck als der Zellsaft stehen, das Abheben des plasmatischen Wandbeleges erfolgt, sondern vielmehr durch alle möglichen Reize ausgelöst werden kann. In dieser Weise wirken z. B. mechanische Reize, ein gelinder Druck (Schütt und Karsten, l. c.); ferner wahr-

scheinlich auch chemische Reize, denn Karsten konnte bei *Nitzschia longissima* eine Plasmolyse erzielen durch Lösungen, die in ihrer Concentration die Kulturflüssigkeit kaum überhöhten.

Bei den farblosen Nitzschien konnte ich die Erscheinung auch durch Lichtreiz hervorrufen; Fig. 6 Taf. XIII zeigt ein Zellenpaar von *N. leucosigma*, das im Hängetropfen im Dunkelschrank kultivirt, plötzlich dem durch den Abbe'schen Beleuchtungsapparat verstärkten Licht eines Auerbrenners exponirt worden war; das Abheben des Plasmas erfolgte fast momentan; nach einiger Zeit der Verdunkelung ging die Erscheinung wieder zurück und konnte dann in derselben Weise noch mehrmals wieder hervorgerufen werden. Bei der einen der abgebildeten Zellen gelang es viermal, bei der anderen fünfmal, ehe sie abstarben; ein einmaliges oder auch zweimaliges Hervorrufen der Reizplasmolyse schadete, soweit ich sehen konnte, den Zellen niemals etwas.

Der Mechanismus dieses Vorganges verdient im Interesse protoplasmamechanischer Fragen näher studirt zu werden, da er vor der Hand nicht ohne Weiteres erklärbar sein dürfte. Am wahrscheinlichsten dünkt es mich, dass durch die genannten Reizmittel zunächst auf die eine oder andere Weise eine Depression des Turgors erzielt und dann durch das die Zellen umspülende Seewasser eine richtige Plasmolyse bewirkt wird. Ob diese Erklärung zutrifft oder durch eine andere zu ersetzen ist, kann aber nur durch weitere Untersuchungen ermittelt werden; eventuell wäre zuerst die Frage zu erledigen, ob auch im Süsswasser eine solche Reizplasmolyse bei Diatomeen oder sonst vorkommt.

Es sei noch hinzugefügt, dass die Reizplasmolyse nicht immer erzielt werden kann, sondern offenbar eine, wahrscheinlich durch äussere Umstände bedingte, Disposition der Zelle für ihr Zustandekommen Bedingung ist.

2. Vorkommen in der Natur.

Es folgt eine etwas genauere Schilderung der mir bis jetzt in der Kieler Föhrde bekannt gewordenen Standorte farbloser Diatomeen.

Im November des vorigen Jahres beobachtete ich zum ersten Mal beide Arten vergesellschaftet in einer Kultur von Florideen, die aus der Gegend der in Kieler Meeresuntersuchungen bereits so häufig genannten Boje C aus ca. 8 m Tiefe stammten und im Laboratorium in Folge zu starker Temperaturerhöhung in Fäulniss

übergegangen waren. Hier lebten die farblosen Nitzschien in Gesellschaft mit braunen Diatomeen, Bakterien und vielen anderen pilzartigen Organismen zusammen, von denen einer der interessantesten und häufigsten die von Engler bereits bei Kiel beobachtete *Labyrinthula clathrocystis* (Zopf, p. 46) war. Die Entwickelung der Nitzschien war an Schnelligkeit der zunehmenden Fäulniss etwa proportional; um Neujahr ungefähr war der Höhepunkt der Entwicklung erreicht und hierauf nahm mit der Fäulniss ihre Menge allmählich ab; während man noch im Januar mit jedem Kahmhautfetzen eine Unmasse herausfischen konnte, waren im April nur noch einzelne Individuen zu finden; bald war dann überhaupt keine lebendige mehr nachzuweisen.

Der Verlauf der Kultur wurde etwas breit geschildert, um zu zeigen, dass das Auftreten der farblosen Nitzschien durchaus den Erfahrungen der früheren Beobachter solcher Wesen entspricht, ein Auftreten, das nach Klebs (I, p. 290) überhaupt für alle ähnlichen saprophytischen Organismen gilt, z. B. auch für farblose Euglenen: erst mässige Entwickelung, dann mit einem zusagenden Fäulnissgrade rapide Vermehrung, schliesslich wieder fast spurloses Verschwinden.

Eine andere Kultur, in der nur *N. putrida*, diese dafür aber um so massenhafter auftrat, stammte ebenfalls von Boje C, es waren in dieser behufs Heranzüchtung von Beggiatoen einige todte Miesmuscheln den Algen zugefügt worden; bald entwickelten sich unter diesen Umständen die Schwefelbakterien, während die Oberfläche der Flüssigkeit sich mit einer dicken Schwefelhaut überzog. Die *Nitzschia* fand sich in grossen Mengen meist submers und in Contact mit den *Beggiatoa*-Fäden; dies Vorkommen deutete hin auf ein Anpassungsvermögen derselben an so geringe Sauerstoffspannungen, wie die Beggiatoen sie nach Winogradsky's Untersuchungen lieben, denn assimilirende, O^2 ausscheidende Pflanzen waren nicht zugegen.

War nun auch durch die mitgetheilten Befunde, sowie durch die in der Literatur bereits vorliegenden Angaben sicher gestellt, dass solche farblosen Diatomeen eine Zeit lang in Kultur zu halten sind, so war doch die Möglichkeit noch nicht ausgeschlossen, dass es sich bloss um pathologische Degenerationsproducte des Laboratoriums handelte, die in der freien Natur nicht vorkämen und deshalb höchstens ein beschränktes physiologisches, aber kein ökologisches Interesse hätten.

Es war daher erwünscht, farblose Diatomeen auch in freier Natur, nicht nur in Kulturen zu beobachten, die längere Zeit im Laboratorium verweilt hatten. Meine Aufmerksamkeit richtete sich da naturgemäss auf solche Stellen der Föhrde, die reich an verwesenden organischen Stoffen waren, nämlich jene tiefsten Stellen des Grundes, in welchen die schwärzliche, je nach ihrem grösseren oder geringeren Gehalt an organischer Materie Mudde oder Schlick benannte breiige Masse sich ansammelt, um so mehr, als nach Karsten's (p. 143) Beobachtungen dieser Schlick die „eigentliche Heimstätte" der Grunddiatomeen vorstellt.

In der That gelang es mir auch, hier farblose Diatomeen nachzuweisen, und zwar kurze Zeit, nachdem er geschöpft und ins Institut gebracht war, pathologische Verkümmerungen an den in ihm enthaltenen Organismen also sicher noch nicht eingetreten sein konnten.

Besonders reich an ihnen war eine Probe, die mir im Februar dieses Jahres von den Collegen Lohmann und Vanhöffen freundlichst besorgt war; sie stammte aus ca. 17 m Tiefe vom Meeresgrund zwischen Heul- und Glockenboje. Trotz der frühen Jahreszeit war sie so reich an braunen Diatomeen, dass ich schon ohne die von Karsten (p. 135) empfohlene Methode in jedem kleinen Partikelchen des Schlicks solche finden konnte und unter diesen fanden sich auch die beiden farblosen, obwohl sie an Zahl gegenüber den braunen stark zurücktraten.

Besonders genau untersuchte ich dann noch jene bereits historisch bekannt gewordene Stätte im Kieler Bootshafen, die als „todter Grund" bezeichnet wird; hier hat Engler (p. 188) zuerst das Vorkommen von Diatomeen beobachtet und nachher hat auch Karsten denselben mit gutem Erfolg ausgebeutet. Dies Vorkommen von Schlick im hiesigen Hafen war mir deshalb werthvoll, weil man jederzeit leicht Proben zur Untersuchung von dort beschaffen konnte; etwas von dem schwarzen stinkenden Grunde auf Tellern flach ausgebreitet überzieht sich sofort mit den Spinnweben der Beggiatoen, zwischen denen die Diatomeen sich, goldgelbe Flecken bildend, ansammeln. Es gelang mir nun in ca. 20 Proben, die zu verschiedenen Zeiten von Neujahr bis Anfang Mai geholt waren, fast immer *N. putrida* nachzuweisen, die sich munter zwischen ihren braunen Vettern umhertummelte. Bald war sie sehr häufig, bald nur selten. Oft war sie hier, wie übrigens auch die braunen Diatomeen, von massenhaften epiphytischen Bakterien besetzt, die

aber offenbar nichts schadeten, sondern die flinken Nitzschien nur als Vehikel zu benutzen schienen.

Durch systematische, zu allen Jahreszeiten vorgenommene Untersuchungen würde sich wohl zweifellos die Zahl solcher Standorte — falls man die Fundorte beweglicher Formen so nennen darf — beliebig vermehren lassen; ja ich zweifle kaum, dass man überall im Meere farblose Diatomeen finden könnte, wo nur hinreichende Mengen organischer Stoffe vorhanden sind.

Wie ersichtlich, habe ich die *N. putrida* etwas häufiger beobachtet, als die *N. leucosigma*; weitere Untersuchungen müssen ergeben, ob das Zufall war, oder ob thatsächlich die erste Form die häufigere ist.

Vielleicht ist es überflüssig, wenn ich an dieser Stelle noch darauf hinweise, dass man die farblosen Diatomeen wegen ihrer geringen Grösse und ihrer Durchsichtigkeit ganz ausserordentlich leicht im Präparate übersieht; schon bei etwas zu intensiver Beleuchtung des Gesichtsfeldes schweift der Blick achtlos an ihnen vorbei. Es kommt hinzu, dass sie sich, wie gesagt, gerne in organischen Resten verstecken und auch aus diesem Grunde der Aufmerksamkeit entgehen können. Hat man z. B. ein Präparat gemacht, in welchem sich grössere und kleinere Reste von *Zostera*-blättern befinden, so wird man, unmittelbar nach Herstellung des Präparates, oft vergeblich suchen; wartet man jedoch eine Viertelstunde, so kann man, wenn anders farblose Diatomeen vorhanden sind, u. U. das ganze Gesichtsfeld von ihnen übersät finden, da sie inzwischen, offenbar von Sauerstoffhunger getrieben, aus den Pflanzenresten herausgekrochen sind.

3. Kulturversuche.

Durch Kulturversuche war zunächst die aus den vorliegenden Beobachtungen allerdings schon mit ziemlicher Sicherheit herauszulesende Thatsache vollkommen sicher zu stellen, dass die farblosen Diatomeen sich thatsächlich saprophytisch ernähren und deshalb ohne Lichtzutritt beliebig lange leben können, falls ihnen nur organische Nahrung geboten wird. Solche Versuche waren besonders auch deshalb über einen möglichst langen Zeitraum zu erstrecken, damit sichergestellt werde, dass nicht etwa bloss saprophytische Degenerationsproducte vorliegen, die nach wenigen Theilungen zu Grunde gehen, nachdem als erstes sichtbares Zeichen des nahen Verfalls das Endochrom geschwunden war.

Während die Beantwortung dieser Fragen, wie gleich zu belegen sein wird, in ausreichender Weise gelang, musste die Sicherstellung anderer Punkte, die sich nur mit Hilfe von Reinkulturen erledigen lassen, vorläufig hinausgeschoben werden; über die Frage nach der Qualität der Nährstoffe, nach dem Optimum der Temperatur u. a. m. wird man in den folgenden Zeilen nur Andeutungen finden; doch sei betont, dass gerade die Nitzschien nach dem Eindruck, den sie in Kulturen bezüglich ihrer Widerstandsfähigkeit machen, offenbar zur Bearbeitung solcher Fragen sehr günstige Diatomeenarten sind; schon Miquel, der einzige Forscher, der bis jetzt Kulturversuche mit Diatomeen in grösserem Umfange gemacht hat, nennt die Nitzschien ein Unkraut, das in Kulturen andere Formen nur allzuleicht überwuchere (I, p. 124).

Gleichzeitig war durch Kulturversuche die andere, schon mehrfach berührte Frage ihrer Lösung möglichst zu nähern, ob wir es mit temporär oder dauernd farblosen Diatomeen zu thun haben. Zunächst eine kleine literarische Abschweifung:

Für temporär, wie für dauernd saprophytische Parallelformen gefärbter Arten können wir bekanntlich aus der Literatur Beispiele nennen; die dauernd farblosen Arten sind schon länger bekannt und, wenn wir höhere Pflanzen hier ausser Acht lassen, hauptsächlich aus der Classe der Flagellaten und anderer Algen beschrieben. Es genügt, an die Namen *Astasia* und *Euglena* (Klebs I, p. 290), *Polytoma* und *Chlamydomonas* (Klebs I, p. 340, Francé, p. 344), *Prototheca* und *Chlorella* (Krüger, p. 91) zu erinnern, oder an farblose Peridineen (Schütt I, p. 57ff., II, p. 266). Die Fähigkeit, Chlorophyll oder analoge Farbstoffe zu bilden, ist hier den farblosen Formen — so nimmt man auf Grund des Verhaltens in der Kultur und der Beobachtung in der Natur an — dauernd abhanden gekommen. Man darf die Hypothese aufstellen, dass die Abzweigung von den gefärbten Formen schon vor sehr langer Zeit geschah, und die Fixirung der farblosen durch geeignete Standorte begünstigt wurde. Neben solchen Saprophyten sind aber, in erster Linie durch die Untersuchungen von Klebs (I, p. 290 f.) auch solche näher kennen gelehrt worden, die im Laufe einer oder doch weniger Generationen bald farblos, bald gefärbt auftreten können, je nach ihren augenblicklichen Lebensbedingungen. Klebs beschrieb einige Euglenen als temporär farblose Formen und es ist dann von Zumstein für *E. gracilis* die Berechtigung dieser Anschauung ganz sicher gestellt worden. Vielleicht gilt dasselbe auch für die

von Krüger studirte Alge *Chlorella protothecoides*, doch scheint hier kein absolutes Schwinden des Chlorophylls, sondern nur ein Abbleichen eingetreten zu sein.

Für ausserordentlich viele der Parallelformen ist es noch zweifelhaft, welcher von beiden Gruppen sie zuzurechnen sind[1]); da man erst dann einen Organismus als temporär farblos wird bezeichnen dürfen, wenn der Uebergang in die gefärbte Form, am besten durch directe Beobachtung, sicher gestellt ist und es natürlich bis zu einem gewissen Grad immer Glückssache bleiben wird, die für diesen etwaigen Uebergang nöthigen Bedingungen im Experiment zu treffen. So wird wohl Zumstein im Recht sein mit seiner Behauptung, dass die Zahl der temporär farblosen Formen mit unseren Erfahrungen und Kenntnissen auf Kosten der dauernd farblosen zunehmen wird. Um noch ein paar Beispiele zu nennen, für die es sehr wahrscheinlich, aber nicht ganz sicher gestellt ist, dass es sich um zeitweilig farblose Arten handelt, erinnere ich an die farblosen Diatomeen Miquel's, die farblosen Peridineen Schilling's (p. 242), falls hier nicht bloss ein starkes Abbleichen vorliegt, an das farblose *Peridinium tabellatum* (Klebs I, p. 356) u. s. w.

Natürlich liegt es aber nicht nur in der Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse, sondern auch in der Natur der Sache, dass die Grenzen zwischen dauernd und zeitweilig farblosen Formen sich verwischen, denn es scheint selbst in den best fixirten „Saprophyten" und „Parasiten" die Fähigkeit zu schlummern, wenn auch nicht zum vollkommenen Durchbruch zu gelangen, in Zeiten der Noth den assimilirenden Farbstoff wieder auszubilden (cfr. für *Cuscuta* Peirce, p. 280).

Wir haben durch diese Abschweifung von unserem Thema die Berechtigung des Versuches darthun wollen, unsere farblosen Nitzschien durch Variation der Lebensbedingungen zur Endochrombildung zu veranlassen; wenn, wie bereits vorweg genommen worden ist, der Versuch misslang, so ist das nach unseren eben gebrachten Ausführungen entweder so zu deuten, dass thatsächlich fixirte farblose Arten vorliegen, oder dass die chemischen oder physikalischen Bedingungen für die Farbstoffbildung in unseren Versuchen nicht hergestellt waren. Welche Deutung mehr Wahrscheinlichkeit für

1) Vielleicht wäre ein morphologischer Unterschied zwischen dauernd und temporär farblosen Formen im Fehlen oder Vorhandensein von Leukoplasten gegeben (Zumstein, p. 7), denn temporär farblose besitzen diese Organe wohl ganz sicher.

sich hat, lässt sich heute schlechterdings nicht entscheiden. Natürlich ist es sehr wohl möglich, dass unter den Diatomeen, ebenso wie es unter den Peridineen der Fall zu sein scheint, sowohl dauernd als temporär farblose Arten vorkommen und vielleicht *N. leucosigma* und *putrida* zu den ersteren zählen. Es würde dies dann weiter dafür sprechen, dass der ganzen Gruppe die Tendenz innewohnt, die selbstständige Ernährung aufzugeben, dass einige Arten dies thatsächlich gethan und andere aus Selbsterhaltungstrieb sich die Fähigkeit zur Endochrombildung gewahrt haben (s. darüber das Schlusscapitel).

Nun zu den Versuchen selbst:

Es sollte zunächst das Wachsthum der farblosen Diatomeen in zwei gleichen, nur durch den Gehalt an organischen Stoffen differirenden Nährlösungen verglichen werden. Es wurden zwei gleichartige Glasgefässe mit etwas Schlick beschickt und mit Seewasser aufgefüllt; in das eine wurde ausserdem eine grosse Menge todter Schlangensterne (*Ophioglypha albida*, diese Art ist im Schlick häufig zu finden) hinein gethan. Beide Kulturen wurden dann mit gleichen Mengen einer Aufschwemmung beimpft, die relativ viel braune und wenig farblose Diatomeen enthielt — sie entstammte der oben auf p. 557 erwähnten Schlickprobe —, und dann wurden beide Gläser nebeneinander hinter einem Nordfenster des Laboratoriums aufgestellt (am 24. Februar).

Bei der ersten mikroskopischen Untersuchung am 10. März ergab sich, dass in der nicht mit den Thierleichen beschickten Kultur die braunen Diatomeen erheblich zugenommen hatten; das zeigte schon die braune Färbung der Glaswände; farblose waren nur ganz vereinzelt zu beobachten. Auch in der anderen waren reichlich braune Diatomeen zu finden, traten aber doch an Zahl zurück gegen die massenhaften farblosen; *N. leucosigma* und *putrida* hatten sich nämlich hier in etwa gleicher Menge stark entwickelt und tummelten sich lebhaft und in grosser Zahl zwischen den Schlicktheilchen umher.

Es ergab also diese Kultur das zu erwartende Resultat, dass die farblosen einer grösseren Menge von verwesender organischer Substanz angepasst sind als die braunen Diatomeen, und dass reichliche Anwesenheit organischer Substanz bei sonst günstigen Bedingungen das Ausschlaggebende für ihre Vermehrung ist. Es sei betont, dass auch in diesen Kulturen nie Uebergangsformen zwischen braunen und farblosen beobachtet wurden, obwohl doch sicher die Bedingungen für solche, falls sie existirten, günstige gewesen wären

Um den Einfluss des Lichtes zu studiren, wurde nun die Schlangenstern-haltige Kultur in zwei durchaus identische Portionen getheilt; die eine blieb am Fenster stehen, die andere gelangte in den Dunkelschrank, in dem sie noch durch einen besonderen Recipienten gegen Lichtzutritt geschützt wurde.

In beiden Kulturen ging die Vermehrung der farblosen Diatomeen zuerst gleich gut weiter; in der Lichtkultur traten aber bald Chlorophyceen und andere Formen auf, die die Diatomeen, farblose wie braune, bald überwucherten und unterdrückten (schon Miquel beobachtete, dass das Ueberhandnehmen einzelliger Chlorophyceen in den Kulturen ein sicheres Zeichen für das nahe Ende der Diatomeen sei).

In der Dunkelkultur blieben jedoch die farblosen Diatomeen am Leben, ja, sie vermehrten sich äusserst schnell und lebhaft und ihre Zahl nahm stetig zu; offenbar gediehen sie wesentlich darum in der Dunkelheit so gut, weil sie hier der Concurrenz mit den braunen Arten, die sich nicht vermehrten, enthoben waren. Es sei erwähnt, dass die auf der Tafel abgebildeten Theilungsstadien dieser Kultur entstammten; die Fig. 5 unserer Tafel stellt ein Exemplar vor, das der Kultur am 6. April entnommen war, die Fig. 16 ein solches, das erst am 12. April fixirt wurde, nachdem die Kultur also schon Wochen lang im Dunkeln zugebracht hatte. Erst nach etwa acht Wochen wurde die Vermehrung langsamer, da die organischen Stoffe allmählich zu mangeln begannen; gleichzeitig traten Feinde der Diatomeen auf und zwar war es hier besonders ein roth gefärbtes, holotriches Infusor, das sich mit unersättlicher Gier auf dieselben stürzte, um sie zu verschlingen und ihren Inhalt bis auf geringe krümliche Reste zu verdauen.

Natürlich richtete ich in dieser, sowie in anderen Dunkelkulturen meine Aufmerksamkeit auch ganz besonders auf die braunen Diatomeen, um zu constatiren, ob diese sich vielleicht unter dem Druck des Lichtmangels entfärbten; es geschah dies jedoch in meinen Kulturen nie; wohl nahm gelegentlich die Grösse des Chromatophors ab; vergl. z. B. Fig. 17, Taf. XIII, die eine Wochen lang im Dunkeln gehaltene *Nitzschia sigma valida* zeigt; oder das Chromatophor contrahirte sich wurstförmig, doch ein vollkommenes Verschwinden war nie zu sehen; ebensowenig etwas, was als Uebergangsform zwischen braun und farblos hätte gedeutet werden können. Dass ich eine Vermehrung der braunen Arten im Dunkeln nicht beobachten konnte, habe ich schon erwähnt; Theilungsstadien waren

nie zu sehen, wohl aber blieben sie Wochen lang lebend und bewegungsfähig[1]) (Pleurosigmen, Naviculen und Nitzschien).

Offenbar war es nun erwünscht, diese Methoden etwas weiter zu verfeinern und zu versuchen, ob es gelänge, ein und dasselbe Individuum bezw. dessen Nachkommen längere Zeit in Kultur zu beobachten; es kam mir hierfür ausserordentlich zu statten, dass die farblosen Nitzschien sich sehr leicht im hängenden Tropfen der mikroskopischen feuchten Kammer und zwar beliebig lange kultiviren liessen. Solche Kulturen, die ich während des ganzen Winters unterhielt, wurden in einfachster Weise derart angesetzt, dass ein Stück einer mit farblosen Nitzschien bevölkerten Kahmhaut oder eines Schlickpartikelchens etc. auf ein Deckglas aufgedrückt wurde, sodass sich dann auf diesem ein kleiner mit Nitzschien und anderen Organismen durchsetzter Tropfen befand, der direct als Hängetropfen diente. Es musste dem Zufall überlassen bleiben, wie viele Nitzschien in eine Kultur hineingeriethen, nicht selten gelang es, ein einziges Individuum in einem Tropfen zu erhalten.

An diesen Kulturen wurde zunächst versucht, die Vermehrungsgeschwindigkeit der farblosen Diatomeen unter bestimmten Bedingungen zu ermitteln, doch gelang es nicht, übereinstimmende Resultate zu erzielen, offenbar, weil die Concurrenz der anderen mit im Tropfen befindlichen Organismen sich in verschiedenem Maasse geltend machte; ich beschränke mich daher darauf, zu berichten, dass in dem Falle, in dem die schnellste Vermehrung beobachtet wurde, innerhalb einer Woche zwei Exemplare der *N. putrida*, die in einer Kultur sich befanden, sich je zweimal getheilt hatten. Am 7. April waren zwei, am 14. acht Exemplare in dem Tropfen zu sehen (Zimmertemperatur, Dunkelschrank). In anderen Fällen ging die Vermehrung viel langsamer vor sich.

Bezüglich des Lichteinflusses ergaben diese Kulturen dasselbe Resultat, wie die oben geschilderten Massenkulturen (cfr. auch gleich unten); was die Temperatur angeht, so empfahl es sich, dieselbe niedrig zu halten, wohl weniger, weil das Optimum tief liegt, als deshalb, weil bei niederer Temperatur die Concurrenz der Bakterien sich weniger geltend machte.

Eine einzige dieser Kulturen sei jetzt noch etwas detaillirter geschildert:

---

1) Miquel (III, p. 16) verzeichnet hier ein etwas anderes Resultat; die braunen Diatomeen sollen bald in eine Art Dunkelstarre verfallen. Wahrscheinlich sind specifische Differenzen vorhanden, und ist die Qualität der Nährlösungen von Bedeutung.

Am 8. Januar wurde eine mit mehreren Exemplaren der *N. leucosigma* beschickte Hängetropfen-Kultur ins Dunkle gestellt, wo sie während ihrer ganzen Dauer verblieb[1]); dieselben vermehrten sich lebhaft und documentirten ihr Wohlbefinden auch durch jederzeit zu beobachtende grosse Beweglichkeit. Dass die Theilung lebhaft im Gange war, liess sich an der grossen Zahl von Zwillingsexemplaren, sowie an der Zunahme der Zahl leicht nachweisen. Am 20. Januar konnte zufällig beobachtet werden, wie ein in lebhafter Bewegung befindliches Zellenpaar, dessen Theilung beendet war, sich trennte: die Bewegung stockte plötzlich, dann lösten sich mit einem Ruck beide von einander, zunächst am einen Ende, und dann glitt das eine davon, während das andere zunächst ruhig liegen blieb.

Am 27. Januar war die Zahl der Nitzschien im Verhältniss zur Grösse des Tropfens bedrohlich gewachsen; auch hatten sich die Bakterien stark vermehrt. Es wurde darum der Versuch einer Theilung der Kultur unternommen, der auch gelang.

Meerwasser, in dem Algen verwesten, wurde sterilisirt und dann zum Theil ohne weiteren Zusatz zu Hängetropfen verwendet, zum Theil wurden einige vorläufige Ernährungsversuche gemacht, indem 0,1 % Kalisalpeter oder ebensoviel Ammonphosphat oder Kaliumdiphosphat zugefügt wurde. Diese Tropfen wurden mit einer Spur der ursprünglichen Kultur geimpft, und so in jeden eine Anzahl Nitzschien geschafft.

Diese zeigten zunächst sämmtlich Reizplasmolyse und in den mit dem sauren Kaliphosphat versetzten Kulturen starben die Diatomeen ab; offenbar konnten sie die sauere Reaction nicht vertragen.

In den anderen Kulturen erholten sie sich aber und vermehrten sich lebhaft weiter; die mit Ammonphosphat versetzten Kulturen zeigten einen kleinen Vorsprung vor den anderen, ob das aber eine directe Wirkung dieses Nährsalzes war, bleibt mehr als zweifelhaft bei der grossen Zahl anderer Organismen, die sich mit in der Kultur befanden.

Nachdem die Vermehrung noch etwa 14 Tage weiter gegangen war, fielen die Diatomeen eindringenden Flagellaten und Pilzen zum Opfer.

Man kann sagen, dass in Anbetracht der fabelhaft ungünstigen Lebensbedingungen in den kleinen mit einer Masse anderer

1) Es war das die Kultur, an der die durch Licht ausgelöste Reizplasmolyse zuerst und hauptsächlich beobachtet wurde.

Organismen übervölkerten Hängetropfen die Diatomeen erstaunlich lange aushielten.

Es sei noch mit einem Worte darauf hingewiesen, dass auch einzelne Versuche über den Nährwerth organischer Stoffe (Harnstoff, Albumose), doch nur mit dem Erfolg angestellt wurden, dass die Diatomeen der Bakterienconcurrenz erlagen.

Auch führten einige Versuche, die Auxosporenbildung zu erzwingen durch Wechsel der Temperatur, der Beleuchtung, Einwirkung directen Sonnenlichtes u. s. w., wie schon gesagt, leider nicht zum gewünschten Ziel. Dass auch Involutionsformen längere Zeit im Hängetropfen beobachtet wurden und regelmässig nach einiger Zeit eingingen, habe ich ebenfalls schon erwähnt.

Schluss:

Ernährungsphysiologische Ausblicke.

Als Schütt in seiner Schilderung des Pflanzenlebens der Hochsee (II, p. 266) des Vorkommens farbloser Peridineen neben den Farbstoff führenden gedachte und die sich an dies Vorkommen anschliessenden Fragen über den Stoffwechsel discutirte, kam er zu dem Resultate, dass zwischen beiden Formen eine scharfe physiologische Grenzlinie zu ziehen sei: die braunen seien schlechtweg Nahrungsspender, die farblosen Nahrungszehrer.

Eine solche Unterscheidung wird auch dauernd berechtigt bleiben, insofern wesentlich die Chlorophyll oder analoge Farbstoffe führende Pflanzen für eine immerwährende Regeneration chemischer Energie im Kraftwechsel des Lebens sorgen. Trotzdem bedürfen die Schütt'schen Ausführungen, die vor 10 Jahren noch den Stand der Kenntnisse widerspiegelten, heute einer gewissen Modification, seitdem wir wissen, dass viele Pflanzen, und zwar auch andere als die bekannten „Saprophyten“ und „Parasiten“ oder „Carnivoren“ der Lehrbücher, ihren Leib keineswegs bloss aus anorganischen Stoffen ausbauen, sondern auf organische Körper, d. h. auf Stoffe, die in dem Kreislaufe noch nicht die tiefste Stufe vollständiger Oxydation erreicht haben, angewiesen sind. Es ist von Interesse, zu beobachten, wie augenblicklich durch neue Erfahrungen die Zahl der niederen sowohl als hoch organisirten Pflanzen, die sich mit anorganischen Stoffen ernähren lassen, oder wenigstens in freier Natur thatsächlich ernähren, mehr und mehr abnimmt.

Es ist für niedere Algen hauptsächlich durch Beijerinck nachgewiesen, dass manche derselben trotz kräftiger Ausbildung der Chlorophyllapparate und ausgiebiger Assimilation der Kohlensäure einen Bruchtheil des Kohlenstoffes aus organischer Bindung an sich reissen; es ist bei dieser Aufnahme aber nicht auf den Kohlenstoff, sondern hauptsächlich auf die Gewinnung des Stickstoffes abgesehen. Rücksichtlich der Bindungsform dieser Elemente stellen ja bekanntlich die verschiedenen Pflanzen die verschiedensten Anforderungen, sodass man dieselben sogar in Nitrat- und Ammonpflanzen, Amidpflanzen, Peptonpflanzen gruppiren kann, wenn man von den molecularen Stickstoff fixirenden Pflanzen absieht[1]).

Was nun aber dem Stickstoff Recht ist, das ist natürlich auch allen anderen zur Ernährung unerlässlichen Elementen billig; man hat neuerdings von verschiedenen Seiten darauf hingewiesen, dass auch die Aufnahme des Phosphors, des Kaliums, des Magnesiums in organischer Form in Betracht kommen kann und manche Pflanzen wohl auch diese oder allgemein irgendwelche, gemeiniglich in Form der Nährsalze gebotene Stoffe, aus organischer Bindung an sich reissen können, oder sogar müssen, falls kräftiges Gedeihen möglich sein soll[2]).

Die Kluft zwischen „Autotrophie" und „Heterotrophie" ist somit vielfach überbrückt durch den Stoffwechsel der „mixotrophen" Pflanzen, die einen Theil der unentbehrlichen Elemente aus anorganischer, einen andern Theil oder doch eines aus organischer Bindung zu verarbeiten berufen sind.

Schon Provacek macht darauf aufmerksam, dass solche mixotrophe Pflanzen, wie etwa die grünen Peptonalgen, Uebergänge dar-

---

1) Pfeffer (p. 395); dass diese Unterschiede in schwierigen Fällen auch diagnostisch verwerthbar sind, zeigt Fischer, p. 53 f.; vergl. u. a. auch Krüger p. 104.

2) Pfeffer, p. 352, p. 422; auch Zumstein schreibt (p. 43): „Vermuthlich ist die Vermehrung der *Euglena gracilis* in Erbsenwasser deshalb so energisch, weil die nöthigen Aschenbestandtheile, speciell die Phosphorsäure, an organische Verbindungen geknüpft ist. — Von besonderem Interesse sind dann noch die neuesten Ausführungen Stahl's, die sich auf höhere Pflanzen beziehen (z. B. p. 661): „Bekanntlich sind die Hochmoore nicht nur arm an assimilirbaren Stickstoffverbindungen, sondern auch anderen wichtigen mineralischen Nährstoffen, besonders an Kali und Phosphorsäure. Es ist daher vorauszusehen, dass die Carnivoren ihren Bedarf an diesen wichtigen Nährstoffen ebenfalls aus den gefangenen Thieren decken. Dieser Punkt verdient bei erneuten Untersuchungen über die Verwerthung animalischer Nahrung eingehende Berücksichtigung."

stellen zu den ganz saprophytischen Parallelformen wie den farblosen Diatomeen; ich halte es jedoch für nöthig, zum Schluss darauf hinzuweisen, dass wir, um Berührungspunkte mit dem Stoffwechsel unserer farblosen Diatomeen zu gewinnen, keineswegs in die Ferne zu schweifen brauchen, sondern uns auf das Studium der über braune Diatomeen vorliegenden Erfahrungen beschränken können.

Es ist nämlich durch die Arbeiten des schon häufiger genannten Miquel erwiesen, oder doch sehr wahrscheinlich gemacht, dass auch viele braune Diatomeen mixotrophe Pflanzen sind. Miquel fand, dass alle möglichen Diatomeen des Süsswassers und der See sich leicht kultiviren lassen, wenn man ihnen nur organische Stoffe bietet, und schreibt darüber (II, p. 1)[1]: „Contrairement à une opinion très répandue les Diatomées réclament des milieux chargés de matières organiques solubles, resultant de la destruction des végétaux ou encore des matières stercorales des animaux se nourrissant à peu près exclusivement de graines de tiges, ou de feuilles des plantes". Er schliesst dann weiter, dass es auf die Aufnahme eiweissartiger Stickstoffverbindungen abgesehen sei, dass auch die Diatomeen Peptonalgen seien. Wir können dies nach den heutigen Erfahrungen erweitern und sagen, dass offenbar irgendwelches Nährelement aus organischer Quelle zuströmen muss; es braucht dies nicht nothwendig der Stickstoff zu sein; bei Diatomeen wäre neben anderen auch an die Kieselsäure zu denken.

Eine Stütze finden wahrscheinlich[2]) diese Ausführungen auch in den Erfahrungen Karsten's, die ich durchaus bestätigen kann, dass Diatomeen in Kultur sich über Schlick lange Zeit prächtig halten, über reinem Sande nur kümmerlich entwickeln. Karsten (p. 191) sagt: „Es ist mir nicht möglich, aus diesem grundverschiedenen Verhalten auf Sand und auf Schlick unter sonst gleichen Bedingungen einen anderen Schluss zu ziehen, als den, dass im Schlick erheblich grössere Mengen für den Aufbau der lebenden Diatomeenzelle geeigneten Materials vorhanden sind, als im Quarzsand .... Ob nicht vielleicht überhaupt noch eine weitere

1) Identische Resultate hatte Gill (v. Heurck, II).

2) Es ist natürlich zu bedenken, dass diese Resultate auch ohne Annahme einer Aufnahme organischer Nahrung durch Diatomeen sich so erklären lassen, dass im Schlick, falls genügend O^2 zugegen, Bakterien, die Producenten anorganischer Nährsalze üppig gedeihen.

ernährungsphysiologische Frage in dem vorzugsweisen Vorkommen der Diatomeen auf in Zersetzung begriffenem Schlick — in extremen Fällen sogar der *Beggiatoa*-Vegetation — verborgen liegt, das zu entscheiden, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben."

Was nun auch weitere Untersuchungen ergeben mögen, so viel ist sicher, dass viele Berührungspunkte in der Ernährungsphysiologie gefärbter und farbloser Parallelformen und speciell Diatomeen vorhanden sind; wir können uns vorstellen, dass die braunen Diatomeen wesentlich Kohlehydrate „aus eigener Fabrik" beziehen und bezüglich anderer Stoffe saprophytisch leben können oder müssen, dass die farblosen Parallelformen aber durch dieses Uebergangsstadium der Mixotrophie zur vollkommenen Heterotrophie herabgesunken sind. Es würden diese Formen eine wichtige Stütze der ansprechenden Hypothese Stahl's (p. 648, Anm.) bilden, dass der Saprophytismus ganz allgemein begonnen habe mit einer mehr oder minder weitgehenden Unselbstständigkeit in der Verarbeitung der Nährsalze, zu der dann in vielen Fällen noch die Unfähigkeit der Assimilation der Kohlensäure hinzugekommen ist.

Freilich ist auch noch eine andere Möglichkeit keineswegs zu verschweigen, dass nämlich die farblosen Diatomeen, während sie in Bezug auf Lieferung von Kohlenstoffverbindungen grosse Ansprüche stellen, in Bezug auf die Zufuhr anderer Stoffe genügsamer sein könnten, als ihre braunen Verwandten, dass sie also vielleicht mixotroph sind, wie ein *Penicillium*, das zwar Kohlehydrate oder andere C-Quellen organischer Natur verlangt, sich aber betreffs der Aufnahme von Stickstoff und Phosphor an Nitraten, Ammonsalzen und Phosphaten genug sein lässt.

Es bieten sich hier, wie ersichtlich, Fragen in Hülle und Fülle, deren Beantwortwortung erst allmählich, mit der Zunahme experimenteller Erfahrung, erfolgen kann. Besonders ist eine Complication der Verhältnisse nie zu vergessen, dass nämlich eine Verschiebung des Nahrungsbedarfes mit anderen Lebensbedingungen eintreten kann[1]); in einer Kultur kann das Versuchsobject ein anderes Verhalten, andere Ansprüche zeigen, als in einer zweiten, die unter etwas anderen Bedingungen verläuft; ist daher schon von einer Kultur auf die andere nur mit grosser Vorsicht zu schliessen,

1) Darauf beruht es vielleicht, dass gelegentlich verschiedene Forscher, die diesen Ernährungsfragen experimentell näher traten, zu verschiedenen Resultaten gelangten.

so gilt erst recht, dass eine Uebertragung der selbst im exactesten Versuch gewonnenen Resultate auf das Verhalten in der freien Natur, nur mit allseitiger Berücksichtigung der am natürlichen Standort herrschenden, oft schwer oder auch gar nicht zu präcisirenden Verhältnisse erfolgen darf.

Unsere Ausführungen über die Ernährung der Diatomeen stellen nur den Niederschlag aus einigen wenigen Erfahrungen des Laboratoriums dar; es muss erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden, ob und welche Schlüsse man daraus auf die Rolle dieser Organismen im Stoffwechsel der Natur ziehen kann.

Literatur-Verzeichniss.

Beijerinck, M. W. I. Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien etc. Botan. Ztg. 1890, p. 731, Anm. Dort weitere Litteratur.

Cleve, T., und Grunow, A. Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen, K. svensk. vet. ak. Handl., 17, 2, 1880.

Cohn, F. Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Verh. d. K. Leop. Car. Ak. d. Naturf., 1854, Bd. 16, 1.

Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1897.

Engler, A. Die *Beggiatoa*-Vegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch. 1892.

Francé, R. Die Polytomeen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1894.

Grunow, A. Algen und Diatomeen aus dem Kaspischen Meere. Dresden 1878.

Hauptfleisch, P. Die Ortsbewegung der *Bacillariaceae*. Mitth. d. naturw. Vereins f. Neuvorpommern und Rügen, 1895, 27. Jahrg

Heurck, H. v. I. Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1880 – 1885.

— —. II. C. Haughton Gill, notice biographique. Le Diatomiste, Bd. 2, 1892.

— —. III. A treatise on the Diatomaceae, transl. by W. E. Baxter. London 1896.

Karsten, G. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch., herausg. v. d. Comm. z. Untersuch. d. deutsch. Meere etc., Abth. Kiel, N. F. Bd. 4, 1899.

Klebs, G. I. Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen in ihrer Beziehung zu Algen und Infusorien. Arb. d. botan. Inst. z. Tübingen, 1, 1883.

— —. II. Einige Bemerkungen zu Schmitz, Beitr. z. Kenntn. d. Chromatophoren, Botan. Ztg. 1884.

Krüger, W. Beitr. z. Kenntn. der Organismen des Saftflusses der Bäume. 2. Ueber zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen. Zopf's Beitr. z. Physiol. u. Morph. nied. Organ. Heft 4, 1894.

Lanzi. La forma dell'endochroma nelle Diatomee. Oss. atti de ac. pontif. d. nuov. Lincei. 1885, Bd. 37.

Lauterborn, R. Ueber Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

Lüders, J. E. Beobachtungen über Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen. Botan. Ztg. 1862.

Miquel, P. I De la culture artificielle des Diatomées Le Diatomiste, Bd. 1, 1892.

— —. II. Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Ann. de micrographie, März 1892 (Sep.-Abdr.)

— —. III. ebenda, April, Mai 1892 (Sep.-Abdr.).

— —. IV. ebenda, Juli 1892 (Sep.-Abdr.).

— —. V. ebenda, Octbr., Novbr. 1892 (Sep-Abdr.).

— —. VI. ebenda, Octbr. 1893 (Sep.-Abdr.).

— —. VII ebenda, ? 1893 (Sep-Abdr.).

Müller, O. I. Durchbrechungen der Zellwand in ihrer Beziehung zur Ortsbewegung der Bacillariaceen. Ber. d. d. botan. Ges. 1889.

— —. II. Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend, ebenda, 1894.

— —. III. id. 3, ebenda 1896.

— —. IV. id. 4, ebenda 1896.

Müller, O. V. id. 5, ebenda 1897.
— —. VI. Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen, ebenda 1898.
— —. VII. id. 2, ebenda 1899.
Noll, F. Eau de Javelle als Mittel zum Entfernen der Weichtheile. Zool. Anz. 1882.
Peirce, G. J. A contribution to the physiology of the genus Cuscuta. Ann. of bot. 1894, Bd. 8.
Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, Leipzig 1897.
Pfitzer, E. Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Bacillariaceen. Bonn, 1871.
Provacek, S. *Synedra hyalina*, eine apochlorotische Bacillariacee. Oest. botan. Zeitschr. 1900.
Schilling, A. Die Süsswasserperidineen, Flora 1891.
Schütt, F. I. Die Peridineen der Planktonexpedition. Kiel u. Leipzig 1895.
— —. II. Das Pflanzenleben der Hochsee. Reisebeschreibung der Planktonexpedition 1892.
— —. III. *Peridiniales*. Engler-Prantl nat. Pflanzenfam., 1896.
Stahl, E. Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1900.
Zopf, W. Zur Kenntniss der Labyrinthuleen. Beitr. z. Physiol. u. Morphol. nied. Organismen, Heft 2, 1892.
Zumstein, H. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*. Jahrb. f. wiss. Botan. 1899 (Sep.-Abdr.).

Figuren-Erklärung.

Tafel XIII.

Fig. 1. (1400). *Nitzschia leucosigma*. Leerer Panzer von der Gürtelbandseite.

Fig. 2. (1400). Id. Leerer Panzer von der Schalenseite.

Fig. 3. (1400). Id. von der Gürtelseite; mit Osmiumsäure fixirt.

Fig. 4. (1400). Id. Osmiumsäure, Alkohol, Haemalaun, Canadabalsam.

Fig. 5. (1400). Id. Theilungsstadium, fixirt und gefärbt wie 4. Bütschli'sche Kugeln.

Fig. 6. (c. 800). Id. Doppelexemplar in „Reizplasmolyse".

Fig. 7. (450). *Nitzschia sigma valida*, nach dem Leben; wochenlang verdunkeltes Exemplar mit stark reducirten Chromatophoren.

Fig. 8. (c. 850). *Nitzschia* spec cf. p. 544 Anm. nach dem Leben.

Fig. 9. (800). Involutionsform von *Nitzschia leucosigma*; Gürtelansicht.

Fig. 10. (2800). *Nitzschia leucosigma*; Apex in der Gürtellage; Schalen durch Druck etwas auseinander geschoben.

Fig. 11. (1200). *Nitzschia sigma valida;* Apex in der Gürtellage, während der Zelltheilung.

Fig. 12. (1200). *Nitzschia putrida* nach dem Leben, von der Gürtelseite, etwas aufgebauchtes Individuum.

Fig. 13. (1600). Id. normales Exemplar; leerer Panzer von der Gürtelseite.

Fig. 14. (1600). Id. von der Schalenseite.

Fig. 15. (1700). Id. in der Gürtellage, fixirt mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun.

Fig. 16. (1600). Id. von der Gürtelseite während der Theilung; Osmiumsäure, Alkohol, Hämalaun, Canadabalsam.

Fig. 17. (c. 2300). Id. Apex von der Gürtelbandseite.

Alle Figuren wurden mit dem Abbé'schen Zeichenapparat entworfen. Fig. 1—5 und 10—17 unter Benutzung von Zeiss's Apochr. 2 mm, Ap. 1,3, 6—9 mit Hilfe schwächerer Systeme.

Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung.

Von

K. Puriewitsch.

Mit 1 Textabbildung.

Organische Nährstoffe, die von aussen in eine Pflanzenzelle eintreten oder sich in derselben bilden, werden als Material für Bau und Wachsthum der Zelle verbraucht oder durch Luftsauerstoff oxydirt, indem sie der Zelle die Energie verschaffen, unter deren Vermittlung alle Lebenserscheinungen sich abspielen. Dieser Process der Oxydation organischer Zellsubstanz, den man Athmung nennt, verläuft in jeder lebenden Zelle im grösseren oder kleineren Maasse je nach dem inneren Zustand der Zelle und je nach jenen äusseren Bedingungen, welche die Zelle beeinflussen. Beide wirken nicht nur auf die Athmungsenergie, sondern auch auf den Gaswechsel, welcher die Athmung begleitet. Während es in der Literatur eine ansehnliche Menge von Arbeiten gibt, die mit den Veränderungen der Athmungsenergie unter dem Einfluss der äusseren Bedingungen sich beschäftigen, enthalten weniger zahlreiche Arbeiten Angaben über den Gaswechsel unter dem Einfluss derselben äusseren Bedingungen und noch minder zahlreich sind die Arbeiten, die den Gaswechsel bei verschiedenen Bedingungen der intracellularen Ernährung betreffen.

Fast alle Physiologen der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts nahmen an, dass das Verhältniss der bei der Pflanzenathmung ausgetauschten Gase, das man kurz durch $\frac{CO^2}{O^2}$ bezeichnet, sich der Einheit nähert, obgleich Saussure[1]) schon andeutete, dass dieses sich bald vergrössert, bald vermindert. Die nachfolgenden Beobachter bestätigten dieses Factum und zeigten dabei für manche Fälle die Abhängigkeit dieser Veränderungen von der Anwesenheit

1) Mem. de la Société d. physique de Génève, t. 6, p. 547.

dieser oder jener Nährstoffe in den Pflanzen an. So wurden Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ bei keimenden sowie reifenden Samen besonders ausführlich untersucht. Es wurde Zunahme dieses Quotienten bei der Keimung stärkeführender Samen, sowie seine Abnahme bei der Keimung ölhaltiger Samen beobachtet. Bei der Reifung beider wurde aber das Entgegengesetzte bemerkt.

In all diesen Fällen begegnen wir einer ganzen Reihe von verschiedenen organischen Substanzen, die sich in Pflanzenzellen befinden und dort Veränderungen anheimfallen. Der Keimungsprocess, sowie die Reifung der Samen sind von so zahlreichen und verschiedenartigen Zersetzungen und Neubildungen von Stoffen begleitet, dass es heute noch unmöglich ist, die Einwirkung dieser Processe auf den Gaswechsel bei der Athmung näher zu präcisiren. Man muss nur sich erinnern, dass nicht nur stickstofffreie organische Substanzen, sondern auch die stickstoffhaltigen solchen Veränderungen anheimfallen und dass diese Veränderungen von der Bildung zahlreicher Producte begleitet werden. Manche von diesen letzteren erfahren weitere Veränderungen, indem sie entweder in weniger complicirte Verbindungen zerfallen, oder Reactionen der Synthese eingehen. So mannifaltige innere Thätigkeit der Zellen in keimenden Samen und jungen Keimlingen kann nicht ohne Wirkung auf den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ bleiben. Dieser letztere erscheint für uns nur als ein endgültiges Resultat von zahlreichen sich zusammenabspielenden Reactionen.

Das Studium der Veränderungen, die der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ bei keimenden, sowie bei reifenden Samen erleidet, kann keine Antwort auf die Frage geben: wie wirkt der eine oder der andere Nährstoff auf die Athmung der Pflanzenzelle ein? Ebenso wenig Bedeutung haben die Versuche über die Athmung höherer Gewächse oder deren Theile. Hier haben wir mit Gewebecomplexen zu thun, deren jeder sich durch verschiedene Eigenschaften der ihn bildenden Zellen charakterisirt. Mehr von Werth sind daher jene Untersuchungen, in denen einfach organisirte Gewächse als Objecte dienten, wie z. B. die Pilze in Diakonow's[1]) Versuchen. Dieser Forscher kultivirte *Penicillium glaucum* auf Lösungen von Glukose (7 %), Chinasäure (5 %), Weinsäure (5 %) und salzsaurem

1) Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. V (1887), p. 115.

Aethylamin (2—3 %). Die Ergebnisse dieser Versuche sind für die Mycelien, die auf den oben genannten Lösungen erwachsen sind, in der beistehenden Tabelle dargelegt.

Glukose	1,30
Chinasäure	1,22
Weinsäure	2,90
Aethylamin	0,67

Ebenso bestimmte Gerber[1]) den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ für die Mycelien von *Sterigmatocystis nigra (Aspergillus niger)*, die auf Lösungen von organischen Säuren erwachsen waren und fand, dass bei 33° der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ für Citronensäure 1,68, für Aepfelsäure 1,76 und Weinsäure 2,47 beträgt.

Mit diesen Angaben ist Alles, was uns über die Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ bei der Ernährung der Pflanzenzelle mit bestimmten organischen Verbindungen bekannt ist, erschöpft.

Obgleich wir nur diese sehr ungenügenden Angaben besitzen, können wir dennoch drei Gruppen von Nährstoffen unterscheiden, welche bestimmter Weise auf die Grösse von $\frac{CO^2}{O^2}$ influiren. Der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ fällt mit Darbietung der Nährstoffe erster Gruppe kleiner als 1 aus; hierher gehören die Fette und Fettsäuren. Zur zweiten Gruppe kann man solche Verbindungen rechnen, die den Quotienten vergrössern, wie z. B. organische Säuren. Die Kohlenhydrate, welche die dritte Gruppe ausmachen, influiren auf den Quotienten in der Weise, dass derselbe gleich 1 wird.

Wir wissen, dass Blätter, die dauernd verdunkelt sind, mit der Zeit ihre Athmungsenergie allmählich vermindern, in Folge der Abnahme des Nährmaterials. Man kann also erwarten, dass Veränderungen in der Menge der Nährstoffe innerhalb der Zelle von Schwankungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ begleitet werden. Von Physiologen aber widmete Niemand seine Aufmerksamkeit dieser Erscheinung. Indessen soll ein Nährstoff, wenn er in die Zelle von aussen eingeführt oder in ihr gebildet wird, in grösserer Menge anders als in kleinerer die Protoplasmathätigkeit beeinflussen. Man kann sich dabei drei Fälle vorstellen: erstens, wenn die Zelle

1) Comptes rendus, t. 124 (1897), p. 162.

kleine Mengen von diesem Nährstoffe enthält; zweitens, wenn sich der Nährstoff in grosser Menge findet und drittens, wenn die Menge des Nährstoffes eine mittlere ist.

Der Gegenstand meiner Untersuchungen ist die Beeinflussung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ nicht nur durch die Qualität der Nährstoffe, sondern auch durch ihre Quantität.

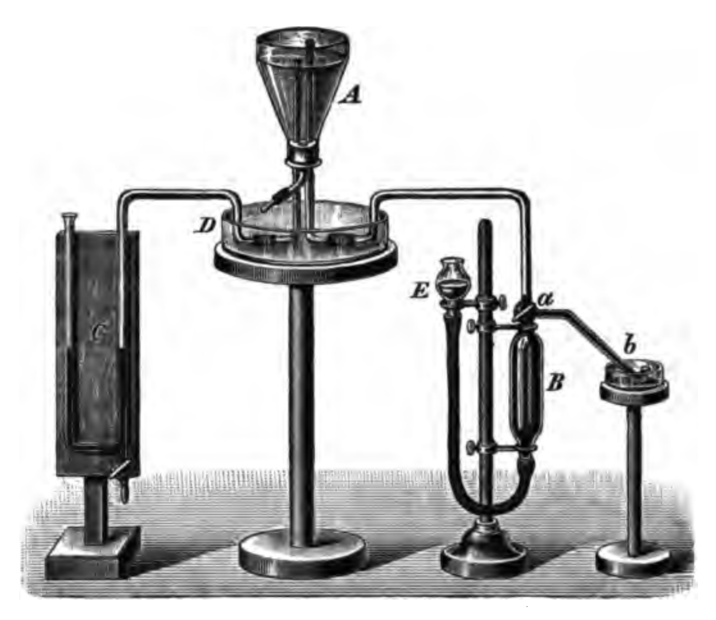
I.

Als Objecte bei meinen Versuchen dienten mir die Mycelien von *Aspergillus niger*. Dieser Schimmelpilz scheint für solche Versuche sehr geeignet zu sein, da er sich rasch entwickelt und eine bedeutende Athmungsenergie besitzt. Für die Herstellung der Kulturen vertheilte ich die Sporen von *Aspergillus niger* in destillirtem Wasser und fügte wenige Cubikcentimeter von dieser Flüssigkeit zur Raulin'schen Nährlösung, die sich in einem Kolben befand, hinzu. Ich benutzte die kleinen Erlenmeyer'schen Kolben mit breitem und glattem Boden, deren Wände sich zunächst vom Boden bis 1 cm vertical erheben und erst dann schief nach oben gehen[1]). Jeder Kolben fasste ca. 190 ccm und wurde mit einem Kautschukpfropfen luftdicht verschlossen, durch welchen drei Glasröhren durchgelassen wurden. Von diesen endete eine, die kurze, bei dem inneren Rande des Kautschukpfropfens und wurde an ihrem äusseren Ende mit Gummischlauch und Quetschhahn versehen. Beide anderen Röhren waren bedeutend länger: die eine reichte bis zum Kolbenboden und die andere endete 0,5—0,7 cm darüber. Die äusseren Enden dieser beiden Röhren wurden rechtwinkelig gebogen. Der Kolben wurde umgekehrt, d. h. mit seinem Boden nach oben und seinem Halse nach unten aufgestellt.

Durch die kurze mit Gummischlauch und Quetschhahn versehene Röhre führt man in den Kulturkolben 100 ccm Raulinscher Nährlösung ein, in der Sporen von *Aspergillus niger* vertheilt sind. Diese Menge von Nährlösung nimmt im Kolben den Raum bis zur Grenze der verticalen Wand ein, so dass zwischen ihrer Oberfläche und dem Kolbenboden eine ca. 1—1,5 cm hohe Luftschicht bleibt. Die Sporen keimen an der Oberfläche der Nährlösung und schon nach 1—2 Tagen entwickelt sich ein dünnes,

1) Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. XVI, p. 292.

aber gleichmässig gebildetes und ziemlich festes Mycelium. Wenn man den Quetschhahn an dem Gummischlauch öffnet, so fliesst die Raulin'sche Nährlösung aus dem Kolben, das Mycelium bleibt aber an seiner Stelle, indem es sich mit seinen Rändern auf die Kolbenwände stützt und nur in seiner Mitte ein wenig herabsinkt. Dann spült man die untere Seite des Myceliums, indem man destillirtes Wasser in den Kulturkolben einfliessen lässt, und führt eine beliebige Nährlösung hinein.



Nachdem sich das Mycelium schon eine Zeit auf der betreffenden Nährlösung befunden hat, lässt man eine halbe Stunde durch den Kulturkolben den Luftstrom und verbindet eine der längeren Röhren mit dem Apparat *B*, der zum Entnehmen von Luftproben dient, und die andere — mit dem Quecksilbermanometer *C*. Zur Herstellung dieser Verbindungen benutzt man dickwandige Gummischlauchstücke und ausserdem werden die Verbandstellen in eine mit Quecksilber gefüllte Wanne *D* eingetaucht, womit eine luftdichte Verbindung aller Theile des Apparates erzielt wird. Bei der Verdünnung bis auf 25 cm der Quecksilbersäule (der grössten, welche bei der Durchmischung der Luft im Kulturkolben erzielt wurde) liess sich niemals eine Senkung der Quecksilbersäule im rechten Manometerschenkel beobachten, Luft war also von aussen in den Kulturkolben nicht eingedrungen.

Vor dem Verbinden des Kulturkolbens mit dem Apparat *B* stellt man das Quecksilber in diesem letzteren ca. 1 cm hoch über dem Hahn *a* und schliesst denselben. Nachdem die Verbindung des Kulturkolbens mit dem Manometer *C* und dem Apparat *B* hergestellt ist, öffnet man den Hahn *a* und stellt auf solche Weise die Communication zwischen dem Kulturkolben und dem Reservoir des Apparates *B* her. Wenn man dann den mit dem Reservoir mittels Kautschukschlauch verbundenen Ballon *E* herabsenkt, verdünnt man die Luft im Kulturkolben. Nachdem diese Operation mehrere Male wiederholt war, hat die Luft innerhalb des Kulturkolbens überall dieselbe Zusammensetzung und die entnommene Luftprobe stellt eine wahre Composition der Luft im Kulturkolben vor. Beim Entnehmen der Luftprobe bringt man durch die Drehung des Hahnes *a* das Reservoir des Apparates *B* mit der Seitenröhre *b* in Communication, nachdem eine kleine Luftmenge im Reservoir *B* geblieben ist. Ueber das gebogene Ende der Seitenröhre *b* stülpt man ein kleines Reagensröhrchen mit Quecksilber gefüllt, in welches man durch das Emporheben des Ballons *E* die entnommene Luftprobe hineinführt.

Nachdem die Luftprobe entnommen ist, bringt man den Hahn *a* in die vorige Stellung, d. h. so, dass der Kulturkolben mit dem Reservoir *B* in Communication kommt, und den Ballon *E* emporhebend stellt man die Quecksilbersäule in der Röhre über den Hahn *a*, welchen man dann schliesst, d. h. in solche Stellung bringt, dass alle Theile getrennt sind.

Darauf liest man sofort die Stellung der Quecksilbersäule im Manometer *C* und die Temperatur ab.

Circa fünf Minuten vor dem Ende des Versuches liest man wieder die Manometerstellung und Temperatur ab. Dann bringt man den Kulturkolben mit dem Reservoir *B* in Communication und durch abwechselnde Senkungen und Hebungen des Ballons *E* mischt man die Luft im Kulturkolben gründlich durch und nimmt endlich die Luftprobe in der oben geschriebenen Weise.

Die Luftproben waren gewöhnlich nicht grösser als 1,5—2 cm.

Die Analyse dieser Luftproben wurde im Apparate von Bonnier und Mangin, der von Baranetzky geändert war, ausgeführt.

Bei einiger Uebung und genügenden Vorsichtsmaassregeln kann man in diesem Apparate kleine Luftmengen rasch und bequem analysiren. Die Analyse soll möglichst bald ausgeführt

werden, damit einerseits die Aenderungen des Atmosphärendruckes keinen Einfluss ausüben können und andererseits die calibrirte Röhre durch die Anwesenheit des Beobachters nicht erwärmt wird.

Zur Absorption von Kohlensäure bei der Luftanalyse benutzte ich 25% Aetzkalilösung und zur Absorption von Sauerstoff eine Mischung von 1 Vol. 25% Pyrogallollösung und 6 Vol. 60% Aetzkalilösung. Diese Flüssigkeit giebt, wie Hempel sagt[1]), keine Bildung von Kohlenoxyd bei Sauerstoffabsorption.

Bei der Bestimmung von Kohlensäure in einer Luftprobe musste eine Correction eingeführt werden. Die Luft, die aus dem Kulturkolben entnommen war, enthält immer Wasserdampf. Bei der Kohlensäureabsorption durch 25% Aetzkalilösung absorbirt diese letztere auch Wasserdampf. Daher wurde überall bei der Berechnung der Resultate von Analysen die Volumenabnahme bei der Wasserdampfabsorption berücksichtigt. Diese Volumenabnahme wurde nach den Angaben von Wüllner bestimmt[2]).

Wenn man die am Beginn und am Ende des Versuches entnommenen Luftproben analysirt, bestimmt man nach der Differenz die Mengen von aufgenommenem Sauerstoff und ausgeschiedener Kohlensäure. Dabei muss aber eine Correction in das gefundene Resultat eingeführt werden. Fast immer, je nach der Qualität der dargebotenen Nährlösung, ist eine Vergrösserung oder Verminderung der Luftpression im Kulturkolben zu bemerken, was sich in der Aenderung der Quecksilbersäule in beiden Manometerröhren während der Versuchszeit offenbart. Die Berechnung der Analyseangaben ergiebt in diesem Falle, dass der Procentgehalt von Stickstoff in beiden Luftproben nicht derselbe ist.

Man muss also die gefundenen Werthe für Kohlensäure und Sauerstoff zu demselben Stickstoffgehalt anführen. Die Luftpression in dem Kulturkolben ist z. B. während der Versuchszeit auf 11,0 mm Quecksilbersäule vermindert (s. Versuch 53). Die Analyse der Luftproben ergab folgende Werthe:

	CO^2	O^2	N.
Am Beginn des Versuchs	0,6	19,9	79,5
„ Ende „ „	7,2	11,2	81,6.

Die gefundenen Werthe für Kohlensäure und Sauerstoff sollen für dasselbe Stickstoffvolumen d. h. 79,5 angeführt sein, wozu man

1) Hempel, Neue Methoden zur Analyse der Gase, 1880, p. 45.

2) Wüllner in Poggendorff's Annalen, Bd. CX, p. 564.

7,2 und 11,2 mit $^{79,5}/_{81,6}$ zu multipliciren hat; das macht 7,0 und 10,8 aus. Die Summe 7,0 + 10,8 + 81,6 = 99,4 entspricht der Verminderung des Luftvolumens. Bei einer Differenz im Stickstoffgehalt der beiden Luftproben kleiner als 1, ist die oben beschriebene Correction unnöthig, da dieselbe die Werthe für Sauerstoff und Kohlensäure und besonders den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ sehr wenig verändert.

Was die Temperaturschwankungen während der Versuchszeit betrifft, so waren sie in meinen Versuchen sehr klein, obgleich die Kulturkolben ins Wasser nicht eingetaucht waren. Die Versuche wurden in einem Nordzimmer, dessen Temperatur im Sommer sowie im Winter sehr constant war, angestellt. Im Allgemeinen waren die Temperaturschwankungen in demselben Versuche nicht grösser, als 0,5 °, d. h. sie konnten keinen Einfluss auf die Athmung haben.

Für meine Versuche dienten Mycelien verschiedenen Alters. Da es aber sich dabei um den Einfluss verschiedener Nährstoffe und ihrer Menge auf den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ handelte, so war es wünschenswerth, die Athmung ein und desselben Myceliums beim Darbieten einer möglichst grossen Anzahl von verschiedenen Nährlösungen zu prüfen. Solche vergleichende Versuche mit demselben Mycelium sind aber dann möglich, wenn seine Athmungsenergie und der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ für denselben Nährstoff während seiner Vegetationsdauer sich nicht ändern. Indessen, wie ich schon früher[1]) gezeigt habe, ändert sich die Athmungsenergie bei den Hutpilzen während ihrer Entwickelung. Um diese Frage für die Mycelien von *Aspergillus niger* näher aufzuklären, wurden zwei Controlversuche angestellt. In beiden Versuchen wurde, nachdem sich ein gleichmässiges Mycelium entwickelt hatte, die anfängliche, schon erschöpfte Nährlösung von Raulin durch die neue ersetzt und nach einer Stunde ein Versuch angestellt, der 1 $^1/_2$ Stunden dauerte. Dann wurde nach mehreren Stunden die Raulin'sche Lösung wieder durch die neue ersetzt und wieder nach einer Stunde ein zweiter Versuch angestellt. Da jedes Mal dieselbe Menge, nämlich 100 ccm von Raulin'scher Nährlösung, in den Kulturkolben eingeführt wurde und die Temperatur in allen Versuchen dieselbe

1) Ueber die Wirkung des Lichtes auf den Athmungsprocess bei den Pflanzen, 1890 (russisch); s. Referat im Botan. Centralbl., Bd. XLVII, p. 130

blieb, so war auch das Luftvolumen im Kulturkolben in allen Versuchen fast gleich. Man konnte daher sich eine Vorstellung machen über die Aenderungen nicht nur des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$, sondern auch theilweise über die Aenderung der Athmungsenergie.

Versuch 1. Am 4. Mai um 9 Uhr Morgens wurde die anfängliche Nährlösung von Raulin durch neue Lösung ersetzt. Das Mycelium war dünn, aber fest und weiss, ohne Conidienträger. Um 10 Uhr (eine Stunde nach der Einführung der frischen Nährlösung) wurde der Kulturkolben mit dem Manometer und dem Apparate *B* in Communication gebracht und die erste Bestimmung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ gemacht, nachdem der Versuch 1½ Stunden dauerte. Dann wurden die Bestimmungen wiederholt wie folgt: am 4. Mai um 6 Uhr Abends (am Mycelium bildeten sich weisse Conidienträger), am 5. Mai um 10 Uhr Morgens (die Conidienträger sind theilweise braun) und um 6 Uhr Abends (die Conidienträger sind dunkelbraun), am 6. Mai um 10 Uhr Morgens (die Conidien sind schwarz) und am 7. Mai um 6 Uhr Abends. Eine Stunde vor dem Beginn jedes Versuches wurde die Raulin'sche Nährlösung, welche sich im Kulturkolben befand, durch eine neue ersetzt. Dieser Versuch ergab folgende Resultate:

Datum d. Versuchs	Volum. der ausgeschiedenen CO^2	Volum. des absorbirten O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
4. Mai 10 Uhr Morgens	7,86	7,56	1,04
4. „ 6 „ Abends	8,71	8,22	1,06
5. „ 10 „ Morgens	9,56	9,10	1,05
5. „ 6 „ Abends	9,82	9,18	1,07
6. „ 10 „ Morgens	8,12	7,73	1,05
7. „ 6 „ Abends	5,21	5,06	1,03

Versuch 2. Ebensolche Bestimmungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ wurden für ein anderes Mycelium gemacht: am 8. Mai um 5 Uhr Abends (das Mycelium war weiss und ohne Conidienträger), am 9. Mai um 6 Uhr Abends (die Conidien waren braun) und am 11. Mai um 10 Uhr Morgens (die Conidien schwarz). Die Resultate dieses Versuches waren folgende:

Datum d. Versuchs	Volum der ausgeschiedenen CO^2	Volum des absorbirten O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
8. Mai 5 Uhr Abends	8,48	8,08	1,05
9. „ 6 „ „	10,60	9,91	1,07
11. „ 11 „ Morgens	5,98	5,75	1,04

Aus diesen beiden Versuchen geht hervor, dass die Mycelien mit ihrer Entwickelung parallel eine Steigerung der Athmungsenergie aufweisen, die ihr Maximum beim Ende der Conidienbildung erreicht, nachdem die Conidien eine braune Färbung erhalten hatten. Aber mit der schwarzen Färbung tritt eine schnelle Abnahme der Athmungsenergie ein. Was aber den Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ betrifft, so bleibt derselbe während der ganzen Entwickelungsperiode fast unverändert, indem seine Grösse im ersten Versuche zwischen 1,03 und 1,07 und im zweiten Versuche zwischen 1,04 und 1,07 schwankt. Diese Thatsache, dass der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ ohne Veränderung bleibt, ermöglicht, mit demselben Mycelium mehrere Male zu experimentiren und auf diese Weise seine Athmung auf verschiedenen Nährlösungen zu untersuchen.

Wie aus den Versuchen von Eschenhagen[1]) folgt, können die Schimmelpilze auf Nährlösungen von sehr hoher Concentration sich entwickeln. Nach Eschenhagen sind die Grenzconcentrationen verschiedener Lösungen, bei welchen *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *Botrytis cinerea* wachsen:

	$C_6H_{12}O_6$	$C_3H_8O_3$	$NaNO_3$	$CaCl_2$	NaCl
Für *Aspergillus niger*	53 %	43 %	21 %	18 %	17 %
„ *Penicillium glaucum*	55 „	43 „	21 „	17 „	18 „
„ *Botrytis cinerea*	51 „	37 „	16 „	16 „	12 „

Bei der Entwickelung in diesen Lösungen sowie bei der allmählichen Steigerung der anfänglichen niederen Concentration erleiden Pilzmycelien keine Schädigung. Nur bei der schnellen Aenderung der Concentration platzen die Hyphen und wird das Plasma hervorgepresst.

Ich benutzte daher bei meinen Versuchen mit demselben Mycelium verschiedene Lösungen möglichst von solchen Concentrationen, die unter sich nicht stark differirten. Wenn aber das

1) Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen, 1889, p. 55.

unmöglich war, so ersetzte ich eine Lösung durch die andere allmählich. Wenn z. B., wie in dem Versuch 1 und 2, die 20proc. Saccharoselösung durch die 1proc. Lösung von derselben Substanz ersetzt werden soll, so wurde 20proc. Saccharoselösung anfangs durch 10proc. Lösung und diese letztere dann nach 4—5 Stunden durch 1proc. Lösung ersetzt. Ebenso allmählich wurden die Lösungen in den Versuchen 25 und 26, 52 und 53, 61 und 62, 76 und 77 ersetzt.

II.

Für meine Versuche über die Athmung des Myceliums von *Aspergillus niger* habe ich folgende Nährstoffe ausgewählt: Dextrose, Saccharose, Raffinose, Mannit, Glycerin, Weinsäure, Milchsäure, Stärke und Tannin. Alle diese Substanzen wurden von Kahlbaum (Berlin) als chemisch reine bezogen, und von mir controllirt. Für die Versuche mit der Stärke bediente ich mich der sogen. löslichen Stärke. Die Concentrationen der Lösungen waren je nach der Qualität der Substanz und deren Löslichkeit verschieden. Ein und dasselbe Mycelium befand sich in mehreren Lösungen nacheinander.

Die Resultate meiner Versuche sind in der beigefügten Tabelle I zusammengestellt. Die Versuche sind chronologisch bei jeder Kultur einzeln angeführt. Die Versuchsdauer war immer 1 $^1/_2$ Stunden. Die Temperatur schwankte während dieser Versuchsdauer sehr wenig (um ca. 0,5 ^{0}); in der Tabelle für jeden Versuch ist eine Temperatur angeführt, die das Mittlere der Temperaturen am Beginn und am Ende des Versuchs darstellt. Dann sind auch die Differenzen der Manometerhöhen am Beginn und Ende des Versuchs bezeichnet, welche, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, in manchen Fällen ziemlich genau dem Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ entsprechen. Am Beginn des Versuchs nach Probeentnahme zeigte das Manometer fast immer den Luftdruck im Kulturkolben kleiner, als der atmosphärische. Blieb der Luftdruck im Kulturkolben am Ende des Versuchs derselbe wie am Beginn oder nahm noch weiter ab, so wurde die Differenz beider Manometeranzeigen durch (—) in der Tabelle bezeichnet. Wenn aber der Luftdruck im Kulturkolben während der Versuchsdauer sich vergrösserte, so wurde diese Differenz durch (+) bezeichnet. Für die Mehrzahl der Versuche entsprechen diese Differenzen in den Manometeranzeigen, wie

oben gesagt, ziemlich genau den Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$. Einige Abweichungen sind theilweise durch Temperaturschwankungen während des Versuchs, theilweise durch Veränderungen im Luftdruck zu erklären. In den Versuchen 78 und 79 sind die Differenzen der Manometeranzeigen nicht angeführt, da die Temperaturschwankungen ziemlich gross waren und da die Differenz der Temperaturen am Beginn und am Ende des Versuchs bedeutender war, als in Versuchen bei Zimmertemperatur.

Durch die „anfängliche Lösung von Raulin" bezeichne ich in der Tabelle jene Nährlösung, welche in den Kulturkolben mit Sporen zusammen eingeführt wurde und an deren Oberfläche sich das Mycelium entwickelte. Das Wasser, das die Nährlösung in manchen Versuchen ersetzte, war destillirtes, zu dem eine kleine Menge von Mineralsalzen (nicht mehr als 0,4 %)[1]) zugesetzt war.

Wie oben angedeutet, wurden die neuen Nährlösungen in den Kulturkolben mehrere Stunden vor dem Versuchsbeginn eingeführt. Ich bemerkte, dass das Eintreten des Nährstoffes in Myceliumhyphen den Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ erst nach ziemlich langer Zeit beeinflusst, und in Folge dessen führte ich die Nährlösung circa 16—20 Stunden vor dem Versuchsbeginn ein.

In der Tab. I (p. 601) sind Volumina von CO^2 und O^2 in 100 Vol. der entnommenen Luftprobe angeführt; dabei zeigen die oberen Zahlen jedes Versuchs den Gehalt an CO^2 und O^2 am Beginn des Versuchs und die unteren den Gehalt an CO^2 und O^2 am Ende des Versuchs. In den nächstfolgenden Columnen der Tabelle sind Differenzen zwischen den oberen und unteren Zahlen, d. h. Volumina von ausgeschiedener CO^2 und aufgenommenem O^2 in 100 Vol. der anfänglichen Luft bezeichnet. Die letzte Columne enthält die Grössen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$. Alle Zahlen sind mit Berücksichtigung der Correction auf das Stickstoffvolumen berechnet.

Wie die in der Tabelle angeführten Zahlen zeigen, sind die Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ ziemlich scharf und deutlich, so dass es möglich ist, einige Aufschlüsse über die Einwirkung der Qualität der Nährlösung sowie deren Menge auf den Athmungsprocess zu ziehen. Um die Abhängigkeit der Quotientgrösse $\frac{CO^2}{O^2}$ von der Concentration der Nährlösung klar zu zeigen, sind die

---

1) 0,2 % NH_4NO_3 + 0,1 % $MgSO_4$ + 0,1 % KH_2PO_4.

Quotientgrössen nach den ihnen entsprechenden Concentrationen der Lösungen im Folgenden zusammengestellt und ausserdem sind die mittleren Grössen für die Quotienten berechnet.

1. Dextrose.

1 %	1,5—2 %	5 %	10 %	15—17 %
0,90	0,98	0,97	1,18	0,97
	0,75	1,13	1,19	0,85
	0,87	1,08	1,17	0,62
	1,02			0,45
				0,80
				0,69
0,90	0,90	1,06	1,18	0,73

2. Saccharose.

1 %	5 %	10 %	20—25 %
0,85	0,97	1,05	0,91
0,89	0,95	1,10	0,77
	0,95	1,02	0,70
		1,03	0,94
0,87	0,96	1,02	0,83

3. Raffinose.

1 %	3 %
0,90	0,68
0,93	0,64
0,91	0,66

4. Stärke.

1 %	2 %
0,71	0,54
0,65	0,56
0,68	0,55

5. Glycerin.

2 %	5 %	10 %
0,81	0,87	0,71
0,74	0,83	0,67
0,76	0,66	
0,77	0,78	0,69

6. Mannit.

1%	5%	10%
0,65	0,43	0,60
0,76	0,54	0,70
0,66	0,49	0,65

7. Tannin.

1%	5%	10%
0,94	0,50	0,43
0,88		0,43
0,91	0,50	0,43

8. Weinsäure.

1,5%	3%	5%	7%
1,59	1,46	1,76	1,59
1,59	1,53	1,80	1,61
	1,57		
1,59	1,52	1,78	1,60

9. Milchsäure.

1%	2%	4%
0,95	0,79	0,91
0,43	0,75	1,07
	1,07	0,95
	0,95	
0,69	0,89	0,98

10. Wasser.

0,59
0,61
0,85
0,81
0,63
0,70

Wenn man diese Zahlen ansieht, bemerkt man, dass bei den Zuckerarten eine Vergrösserung des Moleculargewichts von einer Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ begleitet wird. Hier haben wir Monosaccharide (Dextrose), Disaccharide (Saccharose) und Trisaccharide (Raffinose) vor uns.

Wenn man das Mittel der Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ nimmt, so erhält man für Dextrose 0,97, für Saccharose 0,92 und für Raffinose 0,79.

Für Dextrose und Saccharose bedingt die Concentrationssteigerung der Nährlösung die allmähliche Vergrösserung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$, bis zu einer Grenze, nach der die weitere Concentrationssteigerung auf den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ umgekehrt einwirkt, indem sie eine Verminderung desselben verursacht. Diese Concentrationsgrenze ist, wie es scheint, für Dextrose und Saccharose dieselbe und beträgt circa 10%. Der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ aber, der dieser Grenze entspricht, ist grösser für Dextrose, als für Saccharose.

Was die Raffinose betrifft, so kann man keine solche Abhängigkeit des Quotienten von der Concentration bemerken und die Steigerung der letzteren geht mit der Verminderung des Quotienten Hand in Hand.

Dasselbe ist auch für die Lösungen von Tannin und Stärke zu bemerken. Für die letztere ist diese Verminderung des Quotienten besonders deutlich, wenn man die verhältnissmässig kleine Concentrationssteigerung von 1% auf 2% bedenkt.

Die Lösungen von Glycerin und Mannit ergeben eine so kleine Abnahme des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ bei ihrer Concentrationsänderung, dass dieselbe kaum in Rechnung zu ziehen ist. Beim Uebergang z. B. von 2-procentiger in 10-procentige Glycerinlösung beträgt die Abnahme des Quotienten nur 0,08, und für die Mannitlösung ist sie noch kleiner.

Für die Weinsäure hängt der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ von der Concentration der Lösungen fast gar nicht ab, indem er grösser als 1 bleibt. Die Milchsäure ergiebt den Quotienten kleiner als 1 und dieser letztere nimmt mit der Concentrationssteigerung ein wenig zu.

Die Mycelien von *Aspergillus niger*, die sich auf Wasser befinden, ergeben den Athmungsquotienten immer kleiner, als 1. Die Grösse des Quotienten hängt theils von der Qualität der vorausgehenden Nährlösung, theils vom Alter des Myceliums ab.

Was aber die Raulin'sche Nährlösung betrifft, so giebt das Mycelium auf der frischen Lösung den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ grösser,

als 1, dagegen auf der schon etwas erschöpften („die anfängliche Nährlösung“) kleiner als 1. Dieser Einfluss der Raulin'schen Lösung auf den Gaswechsel bei der Athmung wird für uns begreiflich, da sie ca. 4,5% Zucker und 0,3% Weinsäure enthält. Indem das Mycelium wächst, nimmt die Menge dieser Nährstoffe ab und tritt dann ein Hungerzustand des Myceliums ein, der von einer Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ begleitet ist.

Bevor ich zur ausführlicheren Besprechung der erhaltenen Resultate übergehe, möchte ich Bemerkungen über einige in der Tabelle angeführte Versuche voranschicken.

Im Versuch 9 wurde die Mannitlösung (Vers. 8) durch Weinsäurelösung nur zwei Stunden vor dem Beginn des Versuches ersetzt. Das Resultat war ein anderes, nämlich der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ war nicht grösser, sondern kleiner als 1. An demselben Tage sechs Stunden später nach dem ersten Versuche wurde ein anderer Versuch (Vers. 10) mit derselben Weinsäurelösung angestellt und dann war der Quotient grösser als 1. Es ist klar, dass im Versuche 9 ein zweistündiger Zeitraum zwischen der Einführung von Weinsäurelösung und dem Beginn des Versuches nicht genügend war, damit die Weinsäure in das Mycelium aufgenommen wurde.

Dasselbe gilt auch von den Versuchen 23 und 24. Die Glycerinlösung wurde drei Stunden vor dem Versuch 23 eingeführt; drei Stunden später folgte Versuch 24 mit derselben Lösung, welcher eine Abnahme des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ von 0,83—0,66 ergab.

In der Versuchsreihe XII wurde die 15-procentige Dextroselösung 13 Stunden vor dem Versuch 32 eingeführt, der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ erreichte aber seine wahre Grössse nicht, da am folgenden Tage nach 24 Stunden der Quotient bis zu 0,85 abnahm.

Einen ebensolchen Fall repräsentirt die Versuchsreihe XV. Nachdem die anfängliche Raulin'sche Nährlösung durch 17-procentige Dextroselösung ersetzt war, folgte eine allmähliche Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$, welcher seine wahre Grösse erst am nächsten Tage (Vers. 40) erreichte. Im Versuche 41, der dem Versuche 40 nach 48 Stunden nachfolgte, steigerte sich der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ bis zu 0,80. Das ist durch das Verschwinden eines Theiles

der Dextrose aus der Lösung erklärlich, denn die Bestimmung der Dextrose der Lösung ergab nach dem Versuch 41 12%.

Indem wir zu einer ausführlicheren Besprechung der Quotientgrösse für verschiedene Nährstoffe übergehen, bemerken wir zunächst, dass sich der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ vergrössert mit der Zunahme des Sauerstoffgehaltes des betreffenden Nährstoffes. Das ist nicht nur für die Stoffe, welche verschiedenen Gruppen von organischen Verbindungen angehören, richtig, sondern auch für die Stoffe, die zu derselben Gruppe gehören. So sehen wir z. B., dass im Mittel der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ der grösste ist für die Weinsäure, in der sich der Sauerstoff zum Kohlenstoff wie 2 : 1 verhält. Für die Milchsäure ist dieses Verhältniss, sowie auch der Quotient weit kleiner. Aus den Angaben von Gerber[1]) folgt, dass nach dem Sauerstoffgehalt der Weinsäure die Citronen- und Apfelsäure folgen. Für die erste Säure beträgt der Quotient 2,47, für die zweite 1,68 und für die dritte 1,76. Das Verhältniss des Sauerstoffes zum Kohlenstoff in den Molecülen dieser Säuren beträgt für die Weinsäure 2, für Aepfelsäure $^5/_4$ und für Citronensäure $^7/_6$. Was aber Milchsäure betrifft, so ist zu bemerken, dass der kleine Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ bedingt ist dadurch, dass die Michsäure überhaupt ein schlechtes Nährmaterial ist. Während auf der Saccharoselösung sich das Mycelium von *Aspergillus niger* schon nach 24 Stunden entwickelt, keimen seine Sporen auf der Michsäurelösung nur am vierten oder fünften Tage und wachsen nur schwach und langsam zum Mycelium aus.

Für die Kohlehydrate steht die Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ im Zusammenhang mit dem Sauerstoffgehalt der Molecüle, andererseits ist sie aber auch vom Moleculargewicht des Kohlehydrates abhängig. Die Stärke, die das grösste Moleculargewicht hat, drückt den Quotienten im Mittel auf 0,62 herab, während die Raffinose, Saccharose und Dextrose, alle von kleinerem Moleculargewicht, grössere Quotienten (im Mittel), nämlich 0,79, 0,92 und 0,95 ergeben.

Diese Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$, welche im Zusammenhang mit dem Moleculargewicht des betreffenden Kohle-

1) Gerber, l. c.

hydrates stehen, würden mehr oder minder begreiflich sein, wenn die Kohlehydrate mit grösserem Moleculargewicht z. B. Saccharose, Raffinose und Stärke, in das Mycelium aus der Nährlösung intact hineinträten. Indessen ist für Saccharose und Stärke schon lange bekannt, und für Raffinose vor Kurzem durch Untersuchungen von Gillot[1]) festgestellt, dass diese Substanzen der Hydrolyse unter Bildung von Dextrose unterliegen, bevor sie ins Mycelium hineintreten. Als ich nach dem Versuch die Lösungen von Raffinose, Saccharose und Stärke untersuchte, konnte ich in allen Fällen die Anwesenheit von einem Fehling'sche Lösung reducirenden Zucker nachweisen. Daher kann das höhere Moleculargewicht des Kohlehydrates auf den Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ insofern einen Einfluss haben, als bei der Aufnahme dieser Kohlehydrate in das Mycelium ihre Molekel hydrolytisch zerlegt werden muss.

Wie oben angedeutet, wird der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ für die Kohlehydrate von grösserem Moleculargewicht durch die Verarbeitung des Productes ihrer Spaltung — der Dextrose bestimmt. Diese Spaltung aber geschieht, wie bekannt, durch Enzyme, die sich im Mycelium bilden und in das umgebende Nährsubstrat auswandern. Obschon wir sehr wenig von der Natur und den Eigenschaften dieser Enzyme, welche man Diastase[2]) nennt, wissen, können wir mit Recht denken, dass das Ferment, das die Saccharose invertirt, mit dem Ferment, das auf die Raffinose einwirkt, nicht identisch ist. Die Fermentbildung geschieht in der Zelle nur in Anwesenheit des freien Sauerstoffes[3]). Es ist daher möglich, dass der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ für die Saccharose, Raffinose und Stärke von den sich dabei bildenden Fermenten abhängt. Man kann sich diesen Zusammenhang so vorstellen, dass z. B. Invertin, das die Saccharose invertirt, ein Product vorstellt, bei dessen Bildung das Protoplasma viel weniger Sauerstoff aufnimmt, als bei der Bildung der Diastase, welche die Stärke in Maltose und Dextrin überführt. Was aber die Raffinose betrifft, so stellt ihre Hydrolyse zwei Stadien vor, die aufeinander folgen: die Raffinose wird zunächst in *d*-Fructose und Melibiose zerspalten, und diese letztere ergiebt bei weiterer Hydro-

1) Gillot in Bulletin de l'Acad. royale Belgique 1899, p. 211—226.

2) Duclaux, Traité de microbiologie t. II.

3) Siehe Literaturangaben in meiner Abhandlung „Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter". Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXI, p. 1.

lyse Dextrose, *d*-Galactose und *d*- Fructose[1]). Es ist wohl möglich, dass diese beiden Stadien der Hydrolyse durch zwei verschiedene Fermente bedingt werden, von denen wir noch nichts bestimmtes wissen.

Wenn man die Abhängigkeit des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ von der Concentration der betreffenden Lösungen beachtet, so kann man bemerken, dass für die Lösungen von Raffinose, Stärke und Tannin der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ mit der Steigerung ihrer Concentration abnimmt, für Weinsäure sich nicht verändert und für Dextrose und Saccharose mit der Steigerung der Concentration zunächst zunimmt, bis zu einer Grenze und dann mit steigender Concentration abnimmt. Diese Erscheinung lässt sich vorläufig nicht erklären. Als eine Vermuthung möge hier die Bildung organischer Säuren im Mycelium genannt sein, bei der der Quotient abnimmt. Was aber die Plasmolyse von Hyphen betrift, welche durch die hohe Concentration von Lösungen verursacht wird und welche das Eindringen des Nährstoffes in das Mycelium verhindert, so hat dieselbe kaum einen Einfluss, da, wie Eschenhagen[2]) gezeigt hat, die Plasmolyse der Hyphen von *Aspergillus niger* schon nach weniger als 24 Stunden aufhört. Andererseits aber konnte Eschenhagen in den Hyphen vom Mycelium, das sich auf Saccharoselösung von hoher Concentration befand, die Saccharose nicht nachweisen, nachdem die Plasmolyse schon verschwunden war.

III.

Betrachtet man die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffes in einzelnen Versuchen mit demselben Mycelium, so ist leicht zu bemerken, dass die Steigerung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ entweder durch gleichzeitige Zunahme der Kohlensäuremenge und Abnahme der Sauerstoffmenge oder durch gleichzeitige Zunahme beider bedingt wird. Ebenso ist bei der Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ entweder die Abnahme der Kohlensäuremenge und Zunahme der Sauerstoffmenge, oder die Zunahme beider zu bemerken. Die Veränderungen in der Menge

1) Lippmann, Die Chemie der Zuckerarten 1895, p. 955.

2) L. c., p. 35—43.

von Kohlensäure und Sauerstoff sind aber nicht gleich. Im Ganzen lassen sich weit bedeutendere Schwankungen der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge bemerken.

Um diese Schwankungen der Kohlensäure-, sowie Sauerstoffmengen klarer vorzustellen, habe ich die Versuchsangaben auf den Mittelwerth für die Kohlensäuremenge sowie für die Sauerstoffmenge umgerechnet und die Procentzahlen beigefügt.

Versuchsreihe IV.

Vers. 6. Saccharose 10 %.	Vers. 7. Wasser.	Vers. 8. Mannit 5 %.	Vers. 9. Weinsäure 3 %.	Mittel.
$\frac{3,7}{3,4}$	$\frac{2,0}{3,4}$	$\frac{1,8}{4,2}$	$\frac{4,7}{3,9}$	$\frac{3,0}{3,9}$
$\frac{123}{87}$	$\frac{66}{87}$	$\frac{60}{108}$	$\frac{156}{100}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 96 %.
O^2 — 21 %.

Versuchsreihe V.

Vers. 12. Dextrose 5 %.	Vers. 13. Mannit 3 %.	Mittel.
$\frac{5,6}{5,8}$	$\frac{2,2}{4,1}$	$\frac{3,9}{4,0}$
$\frac{143}{118}$	$\frac{56}{83}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 87 %,
O^2 — 35 %.

Versuchsreihe VI.

Vers. 14. Auf Lösung von Raulin.	Vers. 15. Dextrose 10 %.	Vers. 16. Dextrose 1 %.	Mittel.
$\frac{6,3}{6,7}$	$\frac{10,8}{9,1}$	$\frac{7,2}{8,0}$	$\frac{8,1}{7,3}$
$\frac{77}{84}$	$\frac{133}{115}$	$\frac{89}{100}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 56 %,
O^2 — 31 %.

Versuchsreihe VII.

Vers. 17.	Vers. 18.	Vers. 19.	Mittel.
Saccharose 5%.	Dextrose 10%.	Weinsäure 1,5%.	
$\frac{9,4}{9,6}$	$\frac{11,9}{10,0}$	$\frac{17,5}{11,0}$	$\frac{12,9}{10,2}$
$\frac{72}{94}$	$\frac{91}{100}$	$\frac{136}{107}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 64%,
O^2 — 13%.

Versuchsreihe IX.

Vers. 21.	Vers. 22.	Mittel.
Glycerin 5%.	Dextrose 2%.	
$\frac{9,0}{10,3}$	$\frac{10,3}{10,5}$	$\frac{9,6}{10,4}$
$\frac{93}{100}$	$\frac{107}{100}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 14%,
O^2 — 0.

Versuchsreihe X.

Vers. 23.	Vers. 24.	Vers. 25.	Vers. 26.	Mittel.
Glycerin 5%.		Saccharose 5%.	Saccharose 25%.	
$\frac{7,6}{9,1}$	$\frac{4,6}{6,9}$	$\frac{8,2}{8,0}$	$\frac{7,4}{9,6}$	$\frac{6,9}{8,4}$
$\frac{110}{108}$	$\frac{66}{82}$	$\frac{119}{95}$	$\frac{107}{114}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 53%,
O^2 — 32%.

Versuchsreihe XI.

Vers. 28.	Vers. 29.	Vers. 30.	Vers. 31.	Mittel.
Mannit 10%.	Weinsäure 5%.		Dextrose 2%.	
$\frac{2,8}{4,7}$	$\frac{3,0}{1,7}$	$\frac{4,1}{2,3}$	$\frac{3,4}{4,5}$	$\frac{3,3}{3,3}$
$\frac{85}{142}$	$\frac{91}{51}$	$\frac{123}{70}$	$\frac{101}{136}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 38%,
O^2 — 91%.

Versuchsreihe XII.

Vers. 32.	Vers. 33.	Vers. 34.	Mittel.
Dextrose 15 %.		Tannin 5 %.	
$\frac{2,9}{3,0}$	$\frac{2,2}{2,6}$	$\frac{0,9}{1,8}$	$\frac{2,0}{2,5}$
$\frac{145}{120}$	$\frac{110}{104}$	$\frac{45}{72}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 100 %,
O^2 — 48 %.

Versuchsreihe XIII.

Vers. 35.	Vers. 36.	Mittel.
Dextrose 10 %.	Glycerin 10 %.	
$\frac{11,3}{9,7}$	$\frac{5,5}{7,9}$	$\frac{8,4}{8,8}$
$\frac{134}{110}$	$\frac{65}{90}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 69 %,
O^2 — 20 %.

Versuchsreihe XIV.

Vers. 37.	Vers. 38.	Mittel.
Weinsäure 3 %.	Glycerin 10 %.	
$\frac{13,3}{8,7}$	$\frac{5,2}{7,7}$	$\frac{9,3}{8,2}$
$\frac{143}{106}$	$\frac{56}{94}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 87 %,
O^2 — 12 %.

Versuchsreihe XV.

Vers. 39.	Vers. 40.	Vers. 41.	Mittel.
	Dextrose 17 %.		
$\frac{4,5}{7,2}$	$\frac{3,1}{6,8}$	$\frac{5,4}{6,7}$	$\frac{4,3}{6,9}$
$\frac{105}{104}$	$\frac{72}{98}$	$\frac{125}{97}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 53 %,
O^2 — 7 %.

Versuchsreihe XX.

Vers. 51.	Vers. 52.	Vers. 53.	Mittel.
Mannit 10%.	Weinsäure 7%.	Saccharose 25%.	
$\frac{6,3}{9,0}$	$\frac{19,0}{11,8}$	$\frac{6,4}{9,1}$	$\frac{10,6}{10,0}$
$\frac{60}{90}$	$\frac{180}{118}$	$\frac{60}{91}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 120%,
O^2 — 28%.

Versuchsreihe XXI.

Vers. 54.	Vers. 55.	Vers. 56.	Mittel.
Stärke 1%.	Saccharose 5%.	Dextrose 5%.	
$\frac{4,2}{5,9}$	$\frac{7,5}{7,9}$	$\frac{6,8}{6,0}$	$\frac{6,2}{6,6}$
$\frac{67}{90}$	$\frac{121}{120}$	$\frac{110}{91}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 54%,
O^2 — 30%.

Versuchsreihe XXXII.

Vers. 73.	Vers. 74.	Vers. 75.	Mittel.
Glycerin 2%.	Weinsäure 3%.	Glycerin 2%.	
$\frac{5,8}{7,8}$	$\frac{14,0}{8,9}$	$\frac{6,7}{8,8}$	$\frac{8,8}{8,5}$
$\frac{66}{91}$	$\frac{160}{105}$	$\frac{76}{104}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 94%,
O^2 — 14%.

Versuchsreihe XXXV.

Vers. 80.	Vers. 81.	Mittel.
Raffinose 1%.	Tannin 10%.	
$\frac{5,8}{6,5}$	$\frac{2,7}{6,2}$	$\frac{4,3}{6,4}$
$\frac{135}{101}$	$\frac{63}{95}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 72%,
O^2 — 6%.

Versuchsreihe XXXVII.

Vers. 84. Tannin 10 %.	Vers. 85. Tannin 1 %.	Mittel.
$\frac{2,0}{4,7}$	$\frac{4,6}{5,2}$	$\frac{3,8}{4,9}$
$\frac{60}{96}$	$\frac{140}{106}$	$\frac{100}{100}$

Schwankungen: CO^2 — 80 %,
O^2 — 10 %.

Aus diesen Angaben lässt sich leicht sehen, das die ausgeschiedene Kohlensäure von 28 % bis 120 % schwankt, während die Schwankungen der Sauerstoffmenge weit kleiner sind und 35 % nicht übersteigen. Nur in der Versuchsreihe XI kann man eine Abweichung beobachten, da die Schwankungen der Sauerstoffmengen mehr als zweimal so gross sind, als die Schwankungen der Kohlensäuremengen.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass bei Ernährung mit verschiedenen organischen Verbindungen, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure weit bedeutender sich verändert, als die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs. Auf Grund dieser Thatsache lassen sich zwei Stadien des Athmungsprocesses — die Aufnahme von Sauerstoff uud die Ausgabe von Kohlensäure — von einander trennen. Schon früher[1]) habe ich die Meinung ausgesprochen, dass der Athmungsprocess der Pflanzen eine Reihe von aufeinander folgenden Oxydationsprocessen der organischen Substanz darstellt, welche mit der Bildung von Kohlensäure und Wasser endigt und dass die dabei erscheinenden Zwischenproducte verschiedene organische Säuren von mehr complicirten bis zu einer minder complicirten und endlich bis zur Kohlensäure sind. Durch Entstehung dieser Zwischenproducte der Oxydation der organischen Substanz ist die Sauerstoffaufnahme von der Kohlensäureabgabe abgetrennt. Die oben angeführten Thatsachen betreffen aber diese Erscheinung von quantitativer Seite, indem sie erweisen, dass das erste Stadium des Athmungsprocesses — die Sauerstoffaufnahme — quantitativ weniger veränderlich ist, als das zweite Stadium: die Kohlensäureabgabe.

1) Bildung und Zersetzung organischer Säuren bei höheren Pflanzen p. 88 (russisch) und Ref. im Botan. Centralblatt Bd. LVIII, p. 368.

Ausserdem spricht für die schärfere Trennung der beiden Stadien des Athmungsprocesses auch noch, dass der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ bei der Ernährung, d. h. wenn das Nährmaterial physiologisch verbrannt wird, ein ganz anderer ist, als bei der chemischen Verbrennung. Diese Thatsache hob Diakonow[1]) schon früher hervor. Er giebt für die von ihm untersuchten Stoffe an:

	Bei der chemischen Verbrennung		Bei der physiologischen Verbrennung	
	O^2-Aufnahme	CO^2-Ausgabe	O^2-Aufnahme	CO^2-Ausgabe
Glykose ($C^6H^{12}O^6$)	100	100	100	130
Chinasäure ($C^7H^{12}O^6$)	100	100	100	122
Weinsäure ($C^4H^6O^6$) .	100	160	100	290
Aethylamin ($NH^2C^2H^5$)	100	61	100	67

Es muss bemerkt werden, dass die Angaben Diakonow's für die Kohlensäureabgabe von *Penicillium glaucum* alle zu hoch sind. Wie aus seiner Versuchsbeschreibung folgt, entwickelten sich die Pilzkulturen in einem geschlossenen Raume und es ist wohl möglich, dass am Ende des Versuchs die Sauerstoffmenge so gering war, dass sich intramoleculare Athmung einstellte. Dasselbe kann man auch von den Versuchen Gerber's sagen.

Meine Angaben sind in dieser Hinsicht mit denen von Diakonow nicht in Uebereinstimmung. Da aber der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ sich mit der Lösungsconcentration ändert, so nehme ich die Mittelwerthe der Quotienten für die Zusammenstellung. Für Saccharose, Raffinose, Stärke und Tannin führe ich keine Angaben an, da diese Nährstoffe der Hydrolyse anheimfallen, bevor sie ins Mycelium hineintreten. Die Mengen des aufgenommenen Sauerstoffs und der ausgeschiedenen Kohlensäure sind durch folgende Zahlen bei der chemischen und physiologischen Verbrennung von Dextrose, Glycerin, Mannit, Milch- und Weinsäure dargestellt.

	Bei der chemischen Verbrennung		Bei der physiologischen Verbrennung	
	O^2-Aufnahme	CO^2-Ausgabe	O^2-Aufnahme	CO^2-Ausgabe
Dextrose . . .	100	100	100	95
Glycerin . . .	100	85	100	75
Mannit	100	92	100	65
Milchsäure . . .	100	100	100	85
Weinsäure . . .	100	160	100	162

1) L. c., p. 178.

In all diesen Fällen exclusive Weinsäure wird bei der physiologischen Verbrennung des Nährstoffes Kohlensäure in kleinerer Menge ausgeschieden, als Sauerstoff aufgenommen. Ein Theil des Sauerstoffes wird im Mycelium festgehalten, und das entspricht dem, was wir vom Gaswechsel bei der Athmung der höheren, sowie der niederen Pflanzen wissen. Dabei wird ein Ueberschuss an aufgenommenem Sauerstoff über die ausgeschiedene Kohlensäure beobachtet, und diese Thatsache ist durch die Bildung der organischen Säuren erklärlich. Also kann man annehmen, dass meine oben angeführten Angaben mehr dem wahren Verhältniss zwischen Kohlensäure und Sauerstoff entsprechen, als diejenigen von Diakonow.

Man kann also auf die oben angeführten Thatsachen gestützt den Athmungsprocess der Pflanzen, als zwei Processe — die Aufnahme von Sauerstoff und die Ausgabe von Kohlensäure, die nur äusserlich im Zusammenhange stehen — betrachten.

IV.

Es erübrigt noch die Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ in dem Falle zu betrachten, wenn die Pflanze von aussen kein Nährmaterial aufnimmt oder mit anderen Worten, die Veränderungen des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ beim Hungern der Pflanze. Schon früher zeigte Borodin, dass die beblätterten Zweige im Dunkel eine allmähliche Abnahme der Athmungsenergie erweisen. Borodin erklärte diese Thatsache durch Verschwinden des Nährmaterials und zeigte ausserdem noch, dass nach Exposition der Pflanze im Lichte in einer Atmosphäre, die Kohlensäure enthielt, sich die Athmungsenergie vergrösserte. Dasselbe zeigte Flerow[1]) für die Pilze.

Diese Untersuchungen beider Autoren betreffen nur die Athmungsenergie und lassen den Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ ganz ausser Acht. Indessen kann man vermuthen, dass der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ beim Hungern der Pflanzen sich verändern wird. Um dies aufzuklären, wurden Versuche mit Mycelien von *Aspergillus niger* angestellt. Die Mycelien entwickelten sich auf der Raulin'schen Nährlösung, die durch destillirtes Wasser mit 0,4 % Mineralsalzen ersetzt wurde. Nach 5—6 Stunden wurde der erste Versuch gemacht. In der

1) Botan. Centralblatt 1899, Bd. 79, p. 282.

einen Versuchsreihe wurde die 2-procentige Dextroselösung statt Wasser gebraucht (Temperatur 34°—35°). In Zeitintervallen zwischen einzelnen Versuchen blieb der Kulturkolben bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stehen (20°—21°). Die Resultate dieser Versuche sind in Tabelle II (p. 609) angeführt.

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure sowie des aufgenommenen Sauerstoffs allmählich abnimmt. Aber diese Abnahme ist für beide nicht gleich, was sich aus der allmählichen Verminderung des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ offenbart. Es ist bemerkenswerth, dass in allen drei Versuchsreihen der Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ am Ende derselbe ist, nämlich: 0,50, 0,50 und 0,54. Ob dies eine zufällige Erscheinung ist oder vielleicht durch irgendwelche Ursachen bedingt wird, blieb für mich unaufgeklärt. Die Versuche weiter fortzusetzen, war ganz zwecklos, da die Mengen der ausgeschiedenen Kohlensäure sich schon den Fehlergrenzen bei der Gasanalyse näherten.

Wenn man in einzelnen Versuchen die Mengen von Kohlensäure und Sauerstoff umrechnet, indem man in jedem ersten Versuch der Reihe beide Mengen als 100 annimmt, so kann man folgende Werthe bekommen.

Versuchsreihe I.

Vers. 88.	Vers. 89.	Vers. 90.
$\frac{1,7}{2,1}$	$\frac{0,3}{0,5}$	$\frac{0,2}{0,4}$
$\frac{100}{100}$	$\frac{18}{24}$	$\frac{12}{20}$

Versuchsreihe II.

Vers. 91.	Vers. 92.	Vers. 93.	Vers. 94.
$\frac{1,4}{1,6}$	$\frac{1,2}{1,8}$	$\frac{0,6}{1,0}$	$\frac{0,3}{0,6}$
$\frac{100}{100}$	$\frac{85}{112}$	$\frac{43}{62}$	$\frac{21}{37}$

Versuchsreihe III.

Vers. 95.	Vers. 96.	Vers. 97.	Vers. 98.	Vers. 99.	Vers. 100.
$\frac{5,3}{5,2}$	$\frac{4,5}{3,8}$	$\frac{4,0}{4,5}$	$\frac{3,1}{4,9}$	$\frac{2,1}{4,9}$	$\frac{2,7}{5,0}$
$\frac{100}{100}$	$\frac{85}{73}$	$\frac{75}{86}$	$\frac{60}{94}$	$\frac{40}{77}$	$\frac{51}{96}$

Aus der letzten Versuchsreihe geht hervor, dass eine bedeutende Abnahme der Sauerstoffmenge sich nur dann offenbart, wenn das Mycelium dauernd hungert, und das bei der Anwesenheit von minimalen Mengen von Nährmaterial die Abnahme des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ durch die Verminderung der Kohlensäuremenge bedingt wird.

So wird das Hungern der Mycelien von *Aspergillus niger* von einer allmählichen Abnahme des Quotienten $\frac{CO^2}{O^2}$ begleitet. Bei Mangel des Nährmaterials in der Zelle werden solche Theile des Protoplasmas oxydirt, die vorher keine Veränderung erlitten. Welche Umbildungen dabei stattfinden, bleibt noch unaufgeklärt, man kann aber denken, dass dabei das Protoplasma constituirende Eiweissstoffe einer Zersetzung anheimfallen.

Die Veränderungen des Quotienten gemäss der Qualität des Nährmaterials und dessen Menge in der Zelle lassen die übliche Messung der Athmungsenergie durch die Menge von ausgeschiedener Kohlensäure als unzureichend erscheinen. Daher ist es viel richtiger entweder nur von der Energie der Sauerstoffaufnahme oder von der Energie der Kohlensäureausgabe zu sprechen, diese beiden Processe aber von einander abzutrennen.

In letzter Zeit konnte von verschiedenen Forschern die Anwesenheit specieller Fermente in Pflanzen constatirt werden, die Oxydationsprocesse bedingen. Zu denselben ist die Laccase zu zählen, die Bertrand[1]) im Safte von *Rhus vernicifera* und *succedanea* fand und oxydirende Fermente (ferments oxydants), deren Anwesenheit in Geweben verschiedener Pilze von Bourquelot nachgewiesen wurden. Wie es scheint, sind solche Fermente in der Pflanzenwelt sehr verbreitet, indem sie Athmungsfermente vorstellen. Nachdem Buchner es gelungen war, aus der Hefe ein Ferment darzustellen, welches den Zucker in Aethylalkohol und Kohlensäure spaltet, d. h. mit anderen Worten die Gährung ausserhalb der lebenden Zelle künstlich zu reproduciren, kann man erwarten, dass jene Lebensprocesse, welche man als innig mit dem Zellleben verbunden annahm, wie z. B. der Athmungsprocess, ebenso von der Anwesenheit specieller Fermente in der Zelle abhängen, deren Entdeckung und Darstellung bisher nicht ausführbar erschien.

1) Bertrand et Bourquelot, Comptes rendus, t. CXXI, p. 783; t. CXXIII, p. 260 und Comptes rendus d. la soc. de biologie 1895, p. 579.

In diesem Gebiete der Pflanzenphysiologie eröffnet sich die Bahn für weitere Untersuchungen und, wenn die Existenz dieser „Athmungsfermente“ nachgewiesen worden sein wird, dann wird sich die Abtrennung beider Stadien des Athmungsprocesses — der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, auf die ich schon oben hinwies, leicht prüfen und untersuchen lassen.

Tabelle I.

Versuchsreihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Ausgeschieden	Aufgenommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
I.	1	2. Mai	20-procentige Saccharoselösung . . .	— 11	20,2°	0,9	19,1	9,9	10,7	0,92
			Weisses Mycelium ohne Conidienträger			10,80	8,4			
	2	3. Mai	1-procentige Saccharoselösung . . .	— 20	20,6°	0,4	19,6	9,1	10,7	0,85
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			9,5	8,9			
II.	3	4. Mai	1-procentige Saccharoselösung . . .	— 21	20,9°	0,3	19,9	13,3	14,8	0,89
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			13,6	5,1			
III.	4	13. Mai	Wasser	— 16	23,7°	0,0	20,6	4,3	7,0	0,61
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,3	13,6			
	5	14. Mai	10-procentige Saccharoselösung . . .	+ 6	23,5°	0,3	19,9	15,0	14,3	1,05
			Mycelium ohne Aenderung			15,3	5,6			
IV.	6	15. Mai	10-procentige Saccharoselösung . . .	+ 20	24,0°	0,7	19,3	3,7	3,4	1,09
			Weisses Mycelium ohne Conidienträger			4,4	15,9			
	7	16. Mai	Wasser	— 9	24,5°	0,2	19,8	2,0	3,4	0,59
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			2,2	16,4			
	8	17. Mai	5-procentige Mannitlösung	— 8	23,5°	0,3	19,7	1,8	4,2	0,43
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			2,1	15,5			
	9	19. Mai	3-procentige Weinsäurelösung . . .	— 6	24,1°	0,0	20,4	0,9	1,6	0,56
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			0,9	18,8			

Versuchsreihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Ausgeschieden	Aufgenommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
IV.	10	19 Mai	Dieselbe 3-procentige Weinsäurelösung . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 6,5	24,0°	0,2	20,1	1,8	1,3	1,40
						2,0	18,8			
	11	20 Mai	Dieselbe 3-procentige Weinsäurelösung . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 15	24,1°	0,2	19,9	4,7	3,9	1,20
						4,9	16,0			
V.	12	16. Mai	5-procentige Dextroselösung . . . . Mycelien hier und da mit braunen Conidien bedeckt . .	— 0,5	24,0°	0,3	19,9	5,6	5,8	0,97
						5,9	14,1			
	13	18. Mai	5-procentige Mannitlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 2	23,8°	0,0	20,4	2,2	4,1	0,54
						2,2	16,3			
VI.	14	21. Mai	Anfängliche Raulin'sche Lösung . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger . .	+ 6	23,5°	3,5	16,6	6,3	6,7	0,94
						9,8	9,9			
	15	22. Mai	10-procentige Dextroselösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	+ 2	23,7°	0,0	20,2	10,8	9,1	1,18
						10,8	11,1			
	16	23. Mai	1-procentige Dextroselösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 3	24,0°	1,0	19,2	7,2	8,0	0,90
						8,2	11,2			
VII.	17	22. Mai	5-procentige Saccharoselösung . . . Mycelium hier und da mit braunen Conidien bedeckt. . .	0	23,8°	0,2	20,1	9,4	9,6	0,97
						9,6	11,5			
	18	23 Mai	10-procentige Dextroselösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	+ 2,5	23,8°	0,3	19,8	11,9	10,0	1,19
						12,2	9,8			
	19	24. Mai	1,5-procentige Weinsäurelösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 27,5	24,0°	0,9	19,5	17,5	11,0	1,59
						18,4	8,5			

Versuchsreihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten CO^2	100 Vol. Luft enthalten O^2	Ausgeschieden CO^2	Aufgenommen O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
VIII.	20	25. Mai	Anfängliche Raulin'sche Lösung . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 2	23,7°	0,2 7,8	20,1 11,6	7,6	8,5	0 90
IX.	21	26 Mai	5-procentige Glycerinlösung . . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	— 5	23,7°	0,4 9,4	20,1 9,8	9,0	10,3	0,87
	22	27. Mai	2-procentige Dextroselösung . . . . Mycelium hier und da mit braunen Conidien bedeckt . .	— 1	23,3°	0,6 10,9	19,7 9,2	10,3	10,5	0,98
X.	23	28. Mai	5-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	— 13	23,0°	0,2 7,8	20,0 10,9	7,6	9,1	0,83
	24	28. Mai	Dieselbe 5-procentige Glycerinlösung . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	— 12,5	23,2°	0,9 5,5	19,3 12,4	4,6	6,9	0,66
	25	29. Mai	10-procentige Saccharoselösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 3	23,5°	0,0 8,2	20,4 12,4	8,2	8,0	1,02
	26	30. Mai	25-procentige Saccharoselösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 12,5	23,4°	0,9 8,3	19,2 9,6	7,4	9,6	0,77
XI.	27	29. Mai	Wasser . . . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	+ 2	23,4°	0,4 2,1	19,8 17,8	1,7	2,0	0,85
	28	31 Mai	10-procentige Mannitlösung. . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 11	23,7°	0,0 2,8	20,3 15,6	2,8	4,7	0,60
	29	1. Juni	5-procentige Weinsäurelösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 10,5	23,7°	0,2 3,2	19,9 18,2	3,0	1,7	1,76
	30	2. Juni	Dieselbe 5-procentige Weinsäurelösung . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 14,5	23,6°	0,2 4,3	19,9 17,6	4,1	2,3	1,80

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Aus-geschieden	Auf-genommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
XI.	31	4. Juni	2-procentige Dextroselösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 8	23,2°	0,0	20,4	3,4	4,5	0,75
						3,4	15,9			
XII.	32	2. Juni	15-procentige Dextroselösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	— 1	23,5°	0,0	20,3	2,9	3,0	0,97
						2,9	17,3			
	33	3. Juni	Dieselbe 15-procentige Dextroselösung . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	— 1,5	23,7°	0,0	20,4	2,2	2,6	0,85
						2.2	17,8			
	34	8. Juni	5-procentige Tanninlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	+ 2,5	23,3°	0,0	20,2	0,9	1,8	0,50
						0,9	18,4			
XIII.	35	4. Juni	10-procentige Dextroselösung . . . Mycelium mit fast schwarzen Conidien bedeckt	+ 2	23,4°	0,3	19,9	11,3	9,7	1,17
						11,6	10,2			
	36	6. Juni	10-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 7	23,7°	0,2	19,9	5,5	7,9	0,70
						5,7	12,0			
XIV.	37	5. Juni	3-procentige Weinsäurelösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	+ 14	23,6°	0,8	19,6	13,3	8,7	1,53
						14,1	10,9			
	38	7. Juni	10-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 8	23,4°	0,2	19,9	5,2	7,7	0,67
						5,4	12,2			
XV.	39	8. Juni	17-procentige Dextroselösung . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 4,5	23,2°	0,6	19,6	3,1	6,8	0,45
						5,1	12,4			
	40	9. Juni	Dieselbe 17-procentige Dextroselösung . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 7,5	22,7°	0,6	19,8	5,4	6,7	0,80
						3,7	13,0			
	41	11. Juni	Dieselbe 17-procentige Dextroselösung . . Mycelium mit braunen Conidien hier und da bedeckt	— 11	23,0°	1,1	19,1	8,1	7,7	1,05
						5,5	12,4			

Versuchsreihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Ausgeschieden	Aufgenommen	Quotient
						CO_2	O_2	CO_2	O_2	$\frac{CO_2}{O_2}$
XVI.	42	9. Juni	Anfängliche Raulin'sche Lösung . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	+ 5	22,9°	0,0	20,2	5,5	7,2	0,76
						8,1	12,5			
	43	9. Juni	Dieselbe Lösung + 5 % K_2SO_4 . . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	+ 6	22,2°	0,4	19,9	3,8	3,7	1,03
						5,9	12,7			
	44	10. Juni	10-procentige Saccharoselösung . . Mycelium ist mit spärlichen braunen Conidien bedeckt . .	+ 4,5	23,2°	0,5	19,7	18,8	11,8	1,59
						4,3	16,0			
XVII.	45	11. Juni	1,5-procentige Weinsäurelösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	+ 40,5	23,4°	1,2	19,4	18,8	11,8	1,59
						20,0	7,6			
	46	12. Juni	7-procentige Weinsäurelösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	+ 72	23,0°	0,6	19,5	25,4	16,0	1,59
						26,0	3,5			
XVIII.	47	13. Juni	1,5-procentige Dextroselösung . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 9	23,0°	0,9	19,4	4,2	4,8	0,87
						5,1	14,6			
	48	14. Juni	1,5-procentige Dextroselösung + 5 % NH_4NO_3 . . . . Hier und da bräunliche Conidien	— 3	23,1°	0,2	20,2	5,9	5,4	1,09
						6,1	14,8			
XIX.	49	12. December	2-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 9	21,2°	0,2	19,9	7,5	9,2	0,81
						7,7	10,7			
	50	13. December	5-procentige Saccharoselösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 6	21,1°	1,0	19,3	13,1	13,8	0,95
						14,1	5,5			
XX.	51	14. December	10-procentige Mannitlösung . . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 12,5	21,2°	0,3	19,8	6,3	9,0	0,70
						6,6	10,8			

Versuchsreihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten CO^2	100 Vol. Luft enthalten O^2	Ausgeschieden CO^2	Aufgenommen O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
XX.	52	15. December	7-procentige Weinsäurelösung . . .	+30,5	21,3°	1,0	19,4	19,0	11,8	1,61
			Mycelium ist hier und da mit spärlichen braunen Conidien bedeckt			20,0	7,6			
	53	16. December	25-procentige Saccharoselösung . . .	— 11	21,4°	0,6	19,9	6,4	9,1	0,70
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			7,0	10,8			
XXI.	54	17. December	1-procentige Stärkelösung	— 1,5	21,0°	0,2	19,9	4,2	5,9	0,71
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			4,4	14,0			
	55	18. December	5-procentige Saccharoselösung . . .	— 1	21,2°	0,3	20,0	7,5	7,9	0,95
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			7,8	12,1			
	56	19. December	5-procentige Dextroselösung	+ 8,5	21,4°	0,3	20,0	6,8	6,0	1,13
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			7,1	14,0			
XXII.	57	21. December	Die Lösung von Raulin	+ 1,5	21,4°	2,7	17,4	20,8	17,4	1,20
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			23,5	0			
	58	22. December	Wasser	— 7,5	21,2°	0,0	20,3	4,5	5,5	0,82
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,5	14,8			
	59	23 December	Dasselbe Wasser . .	— 2,5	20,4°	0,2	20,3	2,8	4,4	0,63
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			3,0	15,9			
	60	24. December	1-procentige Stärkelösung	— 12	20,8°	0,0	20,3	4,8	7,3	0,65
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,8	13,0			
XXIII.	61	28. December	1-procentige Mannitlösung	— 5	20,5°	0,0	20,4	3,2	4,9	0,65
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			3,2	15,5			
	62	29. December	17-procentige Dextroselösung . . .	— 7,5	20,7°	0,0	20,4	4,0	5,8	0,69
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,0	14,6			

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Aus-geschieden	Auf-genommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
XXIV.	63	30. December	2-procentige Stärkelösung . . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 5	19,5°	0,2 2,5	20,2 16,0	2,3	4,2	0,54
XXV.	64	31. December	2-procentige Milchsäurelösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	— 6	20,1°	0,4 6,3	20,0 12,6	5,9	7,4	0,79
XXVI.	65	3. Januar	4-procentige Milchsäurelösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	— 4,5	19,2°	0,0 10,2	20,3 9,1	10,2	11,2	0,91
XXVII.	66	4 Januar	2-procentige Milchsäurelösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	0	18,3°	0,2 2,4	20,1 17,2	2,2	2,9	0,75
XXVIII.	67	6. Januar	1-procentige Milchsäurelösung . . . Weisses Mycelium ohne Conidienträger	+ 2,5	19,0°	0,3 4,4	20,2 15,9	4,1	4,3	0,95
	68	7. Januar	Dieselbe 1-procentige Milchsäurelösung . Hier und da bräunliche Conidien	0	19,1°	0,2 1,9	19,8 15,9	1,7	3,9	0,43
XXIX.	69	9. Januar	4-procentige Milchsäurelösung . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	+ 6	21,5°	0,0 4,4	20,4 16,3	4,4	4,1	1,07
XXX.	70	10. Januar	4-procentige Milchsäurelösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	0	21,2°	0,6 5,7	19,7 14,4	5,1	5,3	0,95
XXXI.	71	11. Januar	5-procentige Dextroselösung . . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	+ 1,5	20,9°	0,7 10,3	19,8 10,9	9,6	8,9	1,08
	72	12. Januar	2-procentige Stärkelösung . . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	— 12,5	21,2°	0,2 4,5	19,9 12,3	4,3	7,6	0,56
XXXII.	73	14. Januar	2-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 10,5	20,7°	0,2 6,0	20,1 12,3	5,8	7,8	0,74

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Aus-geschieden	Auf-genommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
XXXII.	74	15. Januar	3-procentige Weinsäurelösung . . . Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .	+ 16	20,8°	0,8 14,8	19,6 10,7	14,0	8,9	1,57
	75	16 Januar	2-procentige Glycerinlösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 4,5	21,0°	0,2 6,9	20,2 11,4	6,7	8,8	0,76
XXXIII.	76	17. Januar	1-procentige Mannitlösung . . . . Mycelium mit dunkelbraunen Conidien bedeckt	— 2,5	21,2°	0,0 4,5	20,4 14,5	4,5	5,9	0,76
	77	18. Januar	20-procentige Saccharoselösung . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 1,5	20,8°	0,2 7,9	20,1 11,9	7,7	8,2	0,94
XXXIV.	78	27. Februar	2-procentige Milchsäurelösung . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	—	34,2°	2,5 6,5	18,0 14,3	4,0	3,7	1,08
	79	28. Februar	Dieselbe 2-procentige Milchsäurelösung . Mycelium mit braunen Conidienträger .	—	35,0°	0,3 4,4	19,9 15,6	4,1	4,3	0,95
XXXV.	80	10. März	1-procentige Raffinoselösung . . . . Mycelium ohne Conidienträger . . .	— 4	21,4°	0,4 6,2	19,7 13,2	5,8	6,5	0,90
	81	11. März	10-procentige Tanninlösung . . . . Mycelium mit braunen Conidienträger . .	— 15	21,3°	0,0 2,7	20,5 14,3	2,7	6,2	0,43
XXXVI.	82	11. März	1-procentige Tanninlösung . . . Mycelium mit braunen Conidienträger . .	— 1	21,4°	0,2 3,2	20,4 17,2	3,0	3,2	0,94
	83	12. März	3-procentige Raffinoselösung . . . . Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt	— 5	21,2°	0,2 3,7	20,3 15,2	3,5	5,1	0,68

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten CO^2	100 Vol. Luft enthalten O^2	Ausgeschieden CO^2	Aufgenommen O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
XXXVII.	84	14. März	10-procentige Tanninlösung	— 18	21,5°	0,2	20,2	2,0	4,7	0,43
			Mycelium ohne Conidienträger . . .			2,2	15,5			
	85	15 März	1-procentige Tanninlösung	— 3	21,4°	0,2	20,4	4,6	5,2	0,88
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			4,8	15,2			
XXXVIII.	86	16. März	3-procentige Raffinoselösung	— 6,5	21,1°	0,0	20,5	4,0	6,2	0,64
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			4,0	14,3			
	87	17. März	1-procentige Raffinoselösung . . .	— 2	21,0°	0,2	20,3	5,6	6,0	0,93
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			5,8	14,3			

Tabelle II.

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten CO^2	100 Vol. Luft enthalten O^2	Ausgeschieden CO^2	Aufgenommen O^2	Quotient $\frac{CO^2}{O^2}$
I.	88	31. Mai	Wasser	— 3	23,7°	0,0	20,4	1,7	2,1	0,80
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			1,7	18,3			
	89	1. Juni	Dasselbe Wasser . .	0	23,7°	0,6	19,8	0,3	0,5	0,60
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			0,9	19,3			
	90	2. Juni	Dasselbe Wasser . .	— 1,5	23,9°	1,0	19,4	0,2	0,4	0,50
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			1,2	19,0			
II.	91	13. Juni	Wasser	— 4	23,0°	0,2	20,3	1,4	1,6	0,88
			Mycelium mit braunen Conidien bedeckt .			1,6	18,7			
	92	14. Juni	Dasselbe Wasser . .	— 1	23,2°	0,0	20,4	1,2	1,8	0,66
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			1,2	18,6			
	93	15. Juni	Dasselbe Wasser . .	— 2,5	23,5°	0,0	20,5	0,6	1,0	0,60
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			0,6	19,5			
	94	16. Juni	Dasselbe Wasser . .	0	23,6°	0,0	20,5	0,3	0,6	0,50
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			0,3	19,9			

Versuchs-reihen	Nummer der Versuche	Datum	Nährlösung und Myceliumzustand	Veränderungen des Luftdrucks in dem Kolben	Mittlere Temperatur	100 Vol. Luft enthalten		Aus-geschieden	Auf-genommen	Quotient
						CO^2	O^2	CO^2	O^2	$\frac{CO^2}{O^2}$
III.	95	2. März	2-procentige Dextroselösung	—	34,0°	0,3	20,1	5,3	5,2	1,02
			Mycelium mit braunen Conidien hier und da bedeckt			5,6	14,9			
	96	3. März	Dieselbe 2-procentige Dextroselösung . .	—	34,0°	0,2	20,3	4,5	3,8	1,18
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,7	16,5			
	97	4. März	Dieselbe 2-procentige Dextroselösung . .	—	35,0°	0,4	20,1	4,0	4,5	0,89
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			4,4	15 6			
	98	5 März	Dieselbe 2-procentige Dextroselösung . .	—	35,5°	0,2	20.2	3,1	4,9	0,63
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			3,3	15,3			
	99	6. März	Dieselbe 2-procentige Dextroselösung . .	—	35,2°	0,5	20,0	2,1	4,0	0,52
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			2,6	16,0			
	100	7. März	Dieselbe 2-procentige Dextroselösung . .	—	34,8°	0,2	20,3	2,7	5,0	0,54
			Mycelium mit schwarzen Conidien bedeckt			2,9	15,3			

Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Product der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen.

Von

Barthold Hansteen.

Mit Tafel XIV.

Im Jahre 1893 veröffentlichte ich eine Arbeit[1]), durch welche theils Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von *Pelvetia canaliculata* (Dcsne) Thuret, *Sargassum bacciferum* (Tur.) J. Ag. und *Fucus serratus* L., theils Beiträge zur Kenntniss der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen gegeben wurden.

Die sphäroidalen, stark lichtbrechenden Körper, die massenhaft in jeder phaeoplastenführenden Fucoideenzelle zu finden sind, belegte ich wegen ihres constanten Auftretens bei sämmtlichen Fucoideen mit dem Namen Fucosan. Was die physiologische Natur dieses Stoffes anbelangt, machte der Umstand, dass assimilirende Phaeoplasten immer von einer dünneren oder dickeren Sphäre kleiner Fucosankörner umgeben sind, es mir schon a priori sehr wahrscheinlich, dass diese Körper als das erste scheinbare Product der assimilirenden Thätigkeit der Phaeoplasten aufzufassen waren.

Rücksichtlich der chemischen Natur des Fucosans, die schon früher in der verschiedensten Weise gedeutet worden war, ergaben mir Verbrennungsanalysen, dass das Fucosan aus einem linksdrehenden, nicht direct gährungsfähigen und im süssen Wasser leicht löslichen Kohlenhydrate aus der Gruppe $(C_6H_{10}O_5)_n$ gebildet wird.

Indessen erschienen drei Arbeiten von E. Crato[2]), in denen er meine Fucosankörner als bläschenartige Gebilde beschreibt, die

---

1) B Hansteen, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, H. 3, 1893.

2) E. Crato, Berichte d. d. botan. Gesellschft, Bd. X, 1892, ibid., Bd. XI, H. 3, 1893, und Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden, Dissertation, 1893.

bei den meisten braunen Algen (excl. *Laminaria*) aus complicirteren, phenolartigen Körpern, von welchen Phloroglucin als ein constanter Bestandtheil auftrete, gebildet sind. Diese Gebilde nennt er Physoden, die besonders dadurch charakterisirt sind, dass ihnen ein actives Bewegungsvermögen zukommt, indem sie sich selbstständig innerhalb der Plasmalamellen verschieben können, wie auch ihr flüssiges Substanzgemenge eingehender amöboider Formveränderungen fähig ist. Er fasst seine Physoden nicht als als ein Product der Kohlensäureassimilation, sondern als selbstständige Zellenorgane auf, so wie der Zellkern und die Chromatophoren, und als Organe, deren physiologische Function es ist, „auf die denkbar günstigste Weise den chemischen Austausch und den Transport wichtiger Baustoffe innerhalb der Zelle zu besorgen."

Erst vergangenen Sommer hatte ich Gelegenheit, an der biologischen Station zu Dröbak bei Christiania die Frage über die physiologische Natur des Fucosans zur genaueren Untersuchung wieder aufzunehmen. Auf Grund der erhaltenen Resultate der in dieser Richtung unternommenen Untersuchungen muss ich aber an der von mir a. a. O. im Jahre 1893 ausgesprochenen Annahme festhalten, dass das Fucosan — resp. die Crato'schen Physoden — nicht selbstständige Zellorgane, sondern das erste scheinbare Assimilationsproduct bei den Fucoideen repräsentire, wie Stärke bei den höheren grünen Pflanzen.

Leider hatte ich aber nicht Gelegenheit die Frage über die chemische Natur des Fucosans wieder aufzunehmen und müssen deshalb erst künftige Arbeiten darüber endgültig entscheiden, ob das Fucosan aus einem Kohlenhydrate gebildet werde, oder den Crato'schen Angaben gemäss wesentlich aus Phloroglucin bestehe. Uebrigens hat im Jahre 1896 L. Koch verneint, dass die betreffenden Inhaltskörper der Fucaceen phloroglucinhaltig sind[1]).

Die Beziehung, die unzweideutiger Weise zwischen dem ersten Auftreten der Fucosankörner und den assimilirenden Phaeoplasten besteht, bewog mich, wie erwähnt, in meiner citirten Arbeit die Annahme auszusprechen, dass die Fucosankörner höchst wahrscheinlich das erste scheinbare Product der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen sind: „Betrachtet man während einer Jahreszeit, in welcher der Assimilationsprocess ausgiebig energisch ist, z. B. im

1) L. Koch, Untersuchungen über die bisher für Oel oder Phloroglucin gehaltenen Inhaltskörper der Fucaceen. Inaug.-Dissert, Rostock, 1896.

Sommer, die Phaeoplasten in den Speicherungszellen bei *Fucus serratus*, so sieht man immer, dass jeder Phaeoplast von einer dünneren oder dickeren Sphäre ungeheuer feiner Fucosankörnchen umgeben ist. Je mehr aber von den Phaeoplasten entfernt, desto grösser werden auch die Körner, und indem sie immer den Plasmaströmungen folgen, sammeln sie sich zuletzt als grosse und ausgewachsene in beträchtlichen Haufen in der Mitte der Zellen.

Dieser Umstand zeigt uns, dass es höchst wahrscheinlich ist, dass die Fucosankörnchen eben als ein Product der Phaeoplasten selbst aufzufassen sind"[1]).

Doch bemerkte ich, „dass die Körnchen nicht ein directes Product des Chromatoplasmas sein können, so wie die Amylumkörner bei den höheren Pflanzen, sondern dass sie vielmehr erst ausserhalb der Phaeoplasten in dem Cytoplasma angelegt werden. Höchst wahrscheinlich wird in den Phaeoplasten irgend ein Assimilationsproduct gebildet, welches sich im angrenzenden Cytoplasma in die feinen Fucosankörnchen umwandelt. Während nämlich energisch assimilirende Phaeoplasten niemals in ihrem Inneren Körnchen erkennen lassen, sind sie, wie schon oben erwähnt, immer von einer dünneren oder dickeren Sphäre ungeheuer feiner Körnchen umgeben. Immer wird man die feinsten Körnchen in der unmittelbarsten Nachbarschaft der Phaeoplasten finden, während die grösseren den Plasmaströmen folgen, hier wachsen und sich zuletzt in der Mitte der Zellen anhäufen (Fig. 17, Taf. IX). Dieser Umstand zwingt zu der Annahme, dass die Fucosankörnchen erst ausserhalb der Phaeoplasten angelegt werden"[2]).

In seiner Arbeit: „Ueber die Hansteen'schen Fucosankörner"[3]) greift mich Crato recht stark in verschiedenen Richtungen an. So sagt er p. 236 dieser Arbeit:

„Es soll hier versucht werden, die rein morphologischen Verhältnisse klar zu stellen, was deshalb nothwendig erscheint, weil Hansteen die in dieser Richtung bereits vorliegenden Angaben von Schmitz und Berthold missverstanden zu haben scheint und morphologisch und physiologisch verschiedene Inhaltskörper gewisser brauner Algen als identisch betrachtet. Es finden sich

1) B. Hansteen, l. c., p. 347.

2) l. c, p. 350.

3) Ber. d. d. botan. Gesellschft, Bd. XI, H. 3, 1893.

bei einer Anzahl brauner Algen, wie bereits Schmitz, Berthold und Kuckuck angeben, zweierlei farblose Inhaltskörper, nämlich den Chromatophoren äusserlich entweder bei birnförmiger Gestalt mit einem Spitzchen oder bei kugeliger Gestalt mit einem kleinen Theil der Peripherie anhaftende, feste Gebilde, welche sich in normalem Zustande wohl kaum von den Chromatophoren loslösen. Diese zuerst von Schmitz als Phaeophyceenstärke, dann von Berthold als glänzend weisse, aus eiweissartigen Substanzen bestehende Gebilde, und schliesslich von Kuckuck als Pyrenoide bezeichneten festen Körperchen finden sich nur bei einer beschränkten Anzahl der Braunalgen, z. B. bei *Ectocarpus*, *Giraudia*, *Halothrix*, *Asperococcus* etc. Sie fehlen dagegen bei *Fucus*, *Sphacelaria* etc. . . .“

„Von diesen festen Körperchen vollständig verschieden sind die wohl bei allen Pflanzen vorkommenden, mit flüssigem Inhalt versehenen, meist stärker lichtbrechenden Gebilde, welche bei allen braunen Algen vorhanden sind und bei diesen durch ihre verhältnissmässig bedeutende Grösse dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Schmitz bezeichnete bei den braunen Algen diese Gebilde als hyaline Tröpfchen, Berthold in seiner letzten diesbezüglichen Angabe als Gerbstofftropfen, während sie in früheren Angaben anderer Forscher als Oeltropfen angesehen wurden. Ich habe dieselben als Zellorgane, Physoden, beschrieben.“

Pag. 238 sagt er ferner: „Hansteen sind nun diese bereits festgestellten Thatsachen entgangen. In Folge dessen bezieht er die Angaben von Schmitz und Berthold, gleichviel ob diese Autoren damit die Physoden oder die Phaeophyceenstärke charakterisiren wollen, auf seine Fucosankörner.“

Während dem sorgfältigen Beobachten einer beliebigen, lebhaft assimilirenden Fucoideenzelle fällt es indessen nicht schwer, sich davon zu überzeugen, dass ich nicht die vorliegenden Thatsachen missverstanden habe, und hätte Crato aufmerksam das weitere Schicksal der Körper, die Schmitz als Phaeophyceenstärke beschrieb, verfolgt, würde gewiss auch er gesehen haben, dass entwickelungsgeschichtlich diese Körper, die als Product der CO_2-Assimilation der Phaeoplasten entstehen, mit den Fucosankörnern oder seinen Physoden völlig identisch sind — nur sind sie Gebilde verschiedener Altersstufen.

Betrachtet man während der Sommerzeit die bandförmigen Phaeoplasten bei *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. mit einer



G. Karsten del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

ziemlich-starken Vergrösserung, fällt es sofort in die Augen, dass an der Oberfläche dieser Phaeoplasten eine grössere oder kleinere Anzahl von kleinen, stark lichtbrechenden und birnförmigen Körpern haften (Fig. 1 *b* und *c*, Taf. XIV). Diese Körper sind es, die Schmitz Phaeophyceenstärke nennt. Ausserdem bemerkt man, dass die Phaeoplasten hie und da knotenförmig aufgeschwollen sind. Diese Knoten zeigen anfangs eine überall dunkle Oberfläche; bald aber wird ihre Spitze mehr und mehr lichtbrechend (Fig. 1 *a* und *b*, Taf. XIV). Betrachtet man einen solchen Knoten aufmerksam ca. eine halbe Stunde, sieht man folgendes: Der Knoten schwillt mehr und mehr auf; gleichzeitig drängt sich aber die lichtbrechende Substanz an der Spitze mehr und mehr an diese hervor und wird voluminöser (Fig. 2 *a* und *b*, Taf. XIV). Endlich platzt diese Substanz aus dem Inneren des Knotens hervor und sitzt jetzt als ein kleiner, stark lichtbrechender und birnförmiger Körper mit seiner Spitze an der Oberfläche des Phaeoplasten. Aus dem Knoten, der jetzt verschwunden ist — d. h. die Oberfläche des Phaeoplasten ist an dieser Stelle wieder eben geworden —, ist ein kleines „Phaeophyceenstärke"korn hervorgegangen (Fig. 1 *c* und Fig. 2 *c*, Taf. XIV). Dies haftet aber nicht lange an der Phaeoplastenoberfläche, sondern nach 5—10 Minuten oder längerer Zeit sieht man, dass es sich plötzlich abrundet, um dann langsam oder schnell ins Zelllumen hinein zu gleiten und sich hier mit den übrigen, sich da massenhaft befindenden kugeligen, ebenfalls stark lichtbrechenden Gebilden, d. h. den Fucosankörnchen, zu mischen. Inzwischen brechen aber zahlreiche neue „Phaeophyceenstärke"-körner auf die erwähnte Weise aus der Oberfläche des Phaeoplasten hervor, haften an dieser eine kurze Zeit, bis sie endlich ins Zelllumen hineineilen, während wieder neue Körnchen gebildet werden u. s. w. Und diese Neubildung und Fortführung von Phaeophyceenstärke resp. Fucosan geht in lebhaft assimilirenden Zellen so schnell von Statten, dass die Oberfläche des Phaeoplasten jederzeit reichlich mit anhaftenden „Phaeophyceenstärkekörnern" versehen ist zu derselben Zeit, wie das Zelllumen reicher und reicher an kugeligen Fucosankörnern wird.

Fig. 9, Taf. XIV zeigt uns dieselben Verhältnisse. Der hier abgebildete Phaeoplast, einer nicht näher bestimmten *Ectocarpus*-Art angehörend, zeigt an seiner nach oben gerichteten Seite zwei an den Spitzen stark lichtbrechende Knoten, woraus bald Phaeo-

phyceenstärkekörner hervorbrechen würden, während solche schon an den beiden Enden des Phaeoplasten angelegt sind.

Wenn man diese Verhältnisse in Betracht zieht, muss man also als Thatsache feststellen können, dass die sogenannte Schmitz'sche Phaeophyceenstärke, was den physiologischen Ursprung betrifft, mit meinem Fucosan völlig identisch ist — die Schmitz'sche Phaeophyceenstärke ist nur Fucosan in seinem jüngsten Bildungsstadium. Und principiell bildet sich das Fucosan, d. h. die Crato'schen Physoden, bei sämmtlichen untersuchten Fucoideen auf ganz dieselbe Weise, überall hat es seinen Ursprung in den Phaeoplasten als ein erstes scheinbares Product der assimilatorischen Thätigkeit.

Bei *Fucus* schwellen jedoch die Phaeoplasten nicht knotenförmig auf wie bei *Ectocarpus*, sondern ohne vorhergehende Aufschwellung werden die beiden Enden des Phaeoplasten stärker und stärker lichtbrechend, bis endlich aus jedem von ihnen ein winzig kleines und kugeliges Gebilde hervorbricht (Fig. 8, Taf. XIV). Dies haftet anfangs nur mit einem kleinen Theile seiner Peripherie an der Oberfläche des Phaeoplasten, bis sie endlich den Plasmaströmungen folgend und unter Vergrösserung ihres Volumens sich in der Mitte der Zelle anhäufen. Ehe noch die einmal gebildeten kleinen Fucosankörnchen von den Phaeoplasten weggeführt sind, werden gewöhnlich neue aus den Phaeoplasten ausgestossen, die dann die unmittelbar vorhergebildeten vor sich schieben. Demnach sieht man oft, dass vor den beiden Enden des Phaeoplasten eine ganze Reihe von mehreren kleinen Fucosankörnern liegt (Fig. 8, Taf. XIV).

Auf wesentlich dieselbe Weise brechen die Fucosankörner aus den Phaeoplasten hervor bei einer ganzen Reihe anderer Fucoideen. So bei *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm., *Chordaria flagelliformis* (Müll.) Ag., *Elachista fucicola* (Velley) Aresch., *Dictyosiphon hippuroides* (Lyngb.) Kütz. und *Sphacelaria cirrhosa* (Roth.) Ag., die alle speciell darauf untersucht wurden.

In den Haarzellen von *Pylaiella littoralis* wird das eine Ende der langen, schmalen Phaeoplasten bei lebhafter Assimilation auf einer grösseren Strecke stark lichtbrechend (Fig. 5 *a* und *b*, Taf. XIV). Dann zeigt diese lichtbrechende Partie eine stark wellenförmige Oberfläche (Fig. 5 *c*, Taf. XIV), bis sie endlich in eine Anzahl winzig kleiner, kugeliger Fucosankörner zerfällt (Fig. 5 *d*, Taf. XIV).

Während durchschnittlich einer Viertelstunde ist der ganze Process verlaufen.

In den Astzellen derselben Fucoidee (Fig. 3*b*, Taf. XIV), bei *Elachista fucicola* (Fig. 4*b* und *c*, Taf. XIV) und in den Assimilationshaaren von *Chordaria flagelliformis* (Fig. 6*b*, Taf. XIV) sind die abgeschiedenen Fucosankörnchen auch kugeliger Gestalt, hier findet aber die Fucosanbildung nicht allein an den Enden der Phaeoplasten, sondern auch an ihrer übrigen Oberfläche statt, die dann auch, wie bei *Ectocarpus*, an den Bildungsheerden knotenförmig anschwillt.

Bei *Sphacelaria cirrhosa* und in den inneren Assimilationshaaren von *Dictyosiphon hippuroides* verläuft die Fucosanbildung dagegen in allen Richtungen ähnlich wie die oben geschilderte bei *Fucus* (Fig. 7*a*, *b* und *c*, Taf. XIV).

Durch folgende Versuche wurde aber auch direct die Abhängigkeit des Fucosans (resp. der Crato'schen Physoden) von der Assimilationsthätigkeit der Phaeoplasten bewiesen.

Ganze und möglichst unbeschädigte normale Pflänzchen von *Sphacelaria cirrhosa*, deren Zellen mit kleinen und grossen Fucosankörnern vollgepfropft waren (Fig. 10*a*, Taf. XIV) wurden während 12 Tagen absoluter Finsterniss ausgesetzt — in welcher Zeit täglich die als Kulturflüssigkeit dienenden grossen Mengen Seewasser erneuert wurden. Nach beendigter Versuchszeit zeigten sich die Objecte noch völlig lebensfrisch und gewährten eine völlig normale Zellenstructur — nicht allein war aber in den Thallusspitzen alles Fucosan verschwunden, sondern die einzelnen Phaeoplasten zeigten auch nicht mehr lichtbrechende Partien (Fig. 10*b*, Taf. XIV). Mit der mit dem Lichtausschlusse eingestellten Assimilationsthätigkeit war also das Fucosan verbraucht, wie auch die weitere Fucosanbildung eingestellt worden.

Die Abhängigkeit der Fucosanbildung vom Lichte resp. von der Assimilationsthätigkeit der Phaeoplasten zeigte sich auch unzweideutiger Weise durch folgende mit Farbstoffspeicherung angestellten Versuche.

Bekanntlich hat Pfeffer in seiner berühmten Arbeit: „Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen“[1]) gezeigt, dass man in verschiedene Pflanzen stark verdünnte Anilinfarbstoff-

1) W. Pfeffer, Untersuchungen aus dem botan. Institute zu Tübingen, Bd. II, 1886—1888.

lösungen „ohne Beeinträchtigung der Structur und überhaupt ohne Schädigung des Lebens“ einführen kann.

Solche Farbstoffspeicherung liess sich auch in schönster Weise bei den Fucoideen anwenden; ohne geringste Schädigung des Zelllebens wurde Methylviolett aus 0,0002—0,0005 procentigen Lösungen (in Seewasser) schnell aufgenommen und zwar nur in sämmtlichen Fucosankörnchen, den kleinsten wie den grössten, reichlich gespeichert. Sonst war keine Farbstoffspeicherung in den Zellen nach der Versuchszeit zu beobachten — der Zellsaft zeigte sich niemals gefärbt, auch fanden sich niemals solche amorphe oder krystallinische Ausscheidungen, wie Pfeffer bei verschiedenen grünen Pflanzen nach der Farbstoffaufnahme beobachtete. Die Farbstoffmethode liess sich also eleganter Weise benutzen, um die Fucosanbildung und die Heerde derselben scharf controlliren zu können.

Möglichst unbeschädigte Pflänzchen von *Pylaiella littoralis* wurden in grosse Mengen Seewasser, worin 0,0005 % Methylviolett gelöst worden war, eingebracht und während 16 Stunden dunkel gehalten. Nach dieser Zeit wurden die Versuchsobjecte wieder in reines, ungefärbtes Seewasser übergeführt und dem Lichte ausgesetzt. In den dünnen Astzellen der Objecte zeigten sich dann sämmtliche Fucosankörnchen — selbst die kleinsten — deutlich violett gefärbt Die Phaeoplasten aber zeigten überall eine gleichmässige gelbbraune Färbung, nirgendwo konnten an ihnen die vorher erwähnten hellen, lichtbrechenden Partien entdeckt werden. Nach relativ kurzer Zeit Belichtung fingen indessen solche sich an mehreren Phaeoplasten zu bilden an (Fig. 3*a* und *b* bei *f*, Taf. XIV). Einmal gebildet, wölbten sie sich mehr und mehr hervor, bis endlich an ihrer Stelle winzig kleine Fucosankörner hervorplatzten. Diese waren leicht in die Augen springend, weil sie im Gegensatz zu den übrigen, vorher gebildeten, ungefärbt und stark lichtbrechend waren (Fig. 3*b* bei *f*, Taf. XIV). Inzwischen hatten sich aber während der Belichtung immer neue und reichliche Mengen von lichtbrechender Substanz an den Phaeoplasten gebildet — während kurzer Zeit an sämmtlichen Phaeoplasten in den beobachteten Zellen — und damit im Zusammenhang wurde auch in der oben genannten Weise die Fucosanbildung eine mehr und mehr rege, bis endlich die meisten Phaeoplasten von einer ganzen Sphäre von ungefärbten kleinen Fucosankörnchen umgeben waren. In den Controllkulturen, die zwar auch aus der Farbstofflösung

in ungefärbtes Seewasser hineingetragen, fortwährend aber dem Lichte entzogen waren, konnten aber selbst nach längerer Zeit nur gefärbte, kleine und grosse Fucosankörnchen, aber keine ungefärbte und auch keine lichtbrechende Substanz in den Phaeoplasten beobachtet werden.

Nach 22stündigem Aufenthalt im Dunkeln und im Seewasser, das 0,0003% Methylviolett enthielt, waren bei *Elachista fucicola*, besonders in den Zellen der feineren Thallusspitzen, auch sämmtliche Fucosankörnchen, die grössten wie die kleinsten, stark und deutlich violett gefärbt. Die Phaeoplasten zeigten aber nirgendwo helle, lichtbrechende Partien. Solche bildeten sich aber auch hier bald, wenn die Objecte dem Licht ausgesetzt wurden, und direct ausserhalb dieser Partien traten auch bald kleine und ungefärbte Fucosankörnchen auf, deren Anzahl mit dem Lichteinflusse eine stetig grössere wurde und die an Grösse mit dem Alter zunahmen. Fig. 4*a*, Taf. XIV stellt das Bild der Gipfelzelle eines Thallusästchens von der genannten Fucoide kurze Zeit nach der Ueberführung aus der Farbstofflösung ins Licht und in frisches, ungefärbtes Seewasser dar. In der einen Zellecke sieht man einen Phaeoplasten, in dessen einem Ende, bei *f*, eine lichtbrechende Substanz sich anzusammeln anfängt. Die übrigen Phaeoplasten sind noch gleichmässig gelbbraun gefärbt. Fig. 4*b*, Taf. XIV ist dieselbe Zelle, nachdem sie noch 27 Minuten im Lichte verharrt hatte. In dem genannten Phaeoplasten hat die lichtbrechende Partie jetzt einen grösseren Umfang bekommen, wie auch jetzt — bei *f* — ein kleines, ungefärbtes und kugeliges Fucosankörnchen aus ihr ausgeplatzt ist. Nach weiteren 32 Minuten Lichteinfluss ist noch ein solches Fucosankörnchen gebildet — bei *f*, Fig. 4*c*, Taf. XIV — während das zuerst gebildete Fucosankorn *f* längs der Zellwand weit voran geglitten ist. An der einen Seitenfläche — bei *f*,, — des erwähnten Phaeoplasten hat sich aber die lichtbrechende Substanz stark hervorgepresst, so dass der Phaeoplast hier knotenförmig angeschwollen ist. Inzwischen ist, wie die Fig. 4*b* und *c* Taf. XIV zeigen, auch im Inneren mehrerer anderer Phaeoplasten lichtbrechende Substanz gebildet worden, und diese Phaeoplasten haben so in ähnlicher Weise, wie oben beschrieben, an der Fucosanbildung Theil zu nehmen angefangen.

Fig. 6*a*, Taf. XIV ist eine Kopfzelle eines Assimilationshaares von *Chordaria flagelliformis*, die eine kurze Zeit in reinem, ungefärbtem Seewasser belichtet worden war, nachdem sie 15½ Stunden

im Dunkeln und in Seewasser, das 0,0002 % Methylviolett enthielt, vegetirt hatte. Die vorhandenen Fucosankörnchen sind nach der reichlichen Farbstoffspeicherung stark blauviolett. Der eine von den zwei wandständigen Phaeoplasten zeigt bei *f* eine stark lichtbrechende Partie, sonst sind die Phaeoplasten noch überall gleichmässig gelbbraun. Nach weiteren 25 Minuten Belichtung ist aber bei *f,,* Fig. 6*b*, Taf. XIV ein kleines kugeliges Fucosankörnchen ausgeplatzt und der Phaeoplast zeigt nunmehr bei *f, f* neu entstandene, stark hervorgewölbte und lichtbrechende Partien. Auch der andere gegenüberstehende Phaeoplast hat jetzt lichtbrechende Substanz zu bilden angefangen.

Controllobjecte sowohl von *Chordaria flagelliformis*, als von *Elachista fucicola*, die aus der Farbstofflösung in ungefärbtes Seewasser eingetragen, aber fortwährend dem Lichte entzogen wurden, zeigten in ähnlicher Weise wie die Controllobjecte von *Pylaiella littoralis* nur gefärbte Fucosankörner, während eine Entstehung von ungefärbten Körnchen und lichtbrechender Substanz in den Phaeoplasten selbst nach langer Versuchszeit nicht zu entdecken war.

Auch die jetzt erwähnten Resultate der Farbstoffversuche zeigen also in entscheidender Weise, dass die Fucosankörner (resp. die Crato'schen Physoden), wie von mir früher hervorgehoben ist, ihren Bildungsherd in den Phaeoplasten haben, und zwar hier nur unter dem Einflusse des Lichtes gebildet werden — dass sie also als das erste scheinbare Product der CO_2-Assimilation bei den Fucoideen — nicht als selbstständige Zellorgane, wie Crato meint — aufgefasst werden müssen[1]).

Uebrigens deutet auch das fernere Verhalten und die Vertheilung des Fucosans im Thalluskörper darauf hin, das die Bildung dieses Stoffes von der Kohlensäureassimilation direct abhängig ist. Immer ist nämlich der Reichthum an Fucosan demjenigen an Phaeoplasten direct proportional, so dass immer die regste Fucosanbildung unter normalen Umständen in die specifischen Assimilationssysteme stattfindet. Von hier aus wandern so Fucosankörner nach den Verbrauchsorten hin, d. h. nach den Thallusspitzen oder nach

1) Die erwähnten Farbstoffversuche vernichten auch eine solche Annahme, dass die lichtbrechenden Stellen an den Phaeoplasten nichts mit der Bildung des Fucosans zu thun haben, sondern dadurch zum Vorschein kommen, weil sich hier Fucosankörner an der unteren Fläche der Phaeoplasten hervorschieben.

solchen Stellen, wo Reproductionsorgane angelegt werden sollen oder endlich wo Reservenahrung gespeichert werden soll. Dies haben mir nicht allein meine eigenen Beobachtungen gezeigt, sondern es geht auch aus denjenigen anderer Forscher, auch aus denjenigen Crato's hervor. So sagt Crato: „Die Epidermiszellen sind bei Fucus meist vollgestopft von Physoden“ [1]). „Bei dem Heranwachsen der Oogonien findet dann sowohl eine reichliche Vermehrung der Chromatophoren, als auch daran anschliessend der Physoden statt. Die lebhafte Theilung der Chromatophoren, welche dabei oft nur um die eine Hälfte des Zellkerns gruppirt sind, geht der Physodenvermehrung etwas voraus“ [2]). Mit Bezug auf die Scheitelzelle bei *Giraudia* sagt er [3]): „In dem vorderen Theile der Scheitelzelle ist das sehr engmaschige Lamellensystem dicht angefüllt mit Physoden und Chromatophoren. Obgleich hier nur sehr kleine und in Theilung begriffene Chromatophoren vorhanden sind, so scheint ihnen doch ein wesentlicher Theil der Assimilation zuzukommen. Denn von den erst in Ausbildung begriffenen jungen Zellen her ist eine Stoffzufuhr nicht gut anzunehmen, und doch findet die hauptsächliche Bildung von Lamellensubstanz in dem jüngeren Theile der Scheitelzelle statt. Damit im Zusammenhang oder vielmehr als Vorausgehendes ist eine rege Bildung von Physodensubstanz zu bemerken.“ Hier scheint Crato selbst die Physodensubstanz nicht als selbstständige Zellorgane, sondern als ein aus der Thätigkeit der assimilirenden Chromatophoren direct hervorgehendes Product aufzufassen.

Wille sagt [4]): „Während der Entwickelung der Sporangien zeigte sich eine sehr deutliche Verringerung der in den darunter liegenden Zellschichten angesammelten Fucosanmenge, und in diesem Umstande sehe ich eine weitere Stütze für die Auffassung, dass diese Zellschichten ein Speicherungssystem sind, und dass das Fucosan, wie von Hansteen hervorgehoben, bei den Braunalgen wirklich als ein Assimilationsproduct und ein Reservestoff zu betrachten ist, und dass es also dort eine ähnliche Rolle spielt, wie die Stärke

---

1) E. Crato, Morphologische und mikrochem. Untersuch. über die Pysoden, 1893, p. 3.

2) l. c., p. 7.

3) l. c., p. 8.

4) N. Wille, Beiträge z. physiolog. Anatomie der Laminariaceen. Christiania 1897, p. 35.

bei den grünen Pflanzen." Bezüglich *Laminaria saccharina* (L.) sagt derselbe Autor[1]:

„Die lebenden Assimilationszellen (Fig. I) haben dünne Zellwände und 4 bis 5 Chromatophoren ganz dicht an den Zellwänden, indem sie ihre convexe Seite gegen den Zellraum zuwenden, wo man einige sehr kleine Fucosankörner sieht." In den todten Assimilationszellen mit destruirten Chromatophoren fehlen dagegen Fucosankörner vollständig. Bezüglich *Laminaria digitata* (L) sagt er[2]: „Die lebenden Assimilationszellen (Fig. V) haben einige wandständige, beinahe planconvexe Chromatophoren und innerhalb dieser zeigten sich nicht so ganz kleine Mengen von Fucosankörnern, die theilweise den Eindruck machten, als ob sie vor Kurzem gebildet seien, da sie in allen Grössen vorkamen. In den todten Assimilationszellen fehlten die Fucosankörner vollständig. Die Chromatophoren in den lebenden Magazinirungszellen sind oval, ziemlich zahlreich und in einem Gürtel um die Zelle herum zerstreut und besonders in der Nähe des Zellkernes angesammelt, wo man auch eine Anzahl kleiner, wahrscheinlich neugebildeter Fucosankörner sah."

Die Fucosankörnchen werden nicht als solche im Inneren der Phaeoplasten angelegt. Bei der aufmerksamen Betrachtung eines assimilirenden Phaeoplasten bekommt man immer vielmehr den Eindruck, als ob sich im Inneren der Phaeoplasten ein stark lichtbrechendes Product bilde, das von halbflüssiger Consistenz ist, etwa wie fettes Oel, und das an der Oberfläche hervordringt, um endlich in das umgebende Cytoplasma heraus zu diffundiren oder mechanisch herauszuplatzen. Hier erst nimmt es eine scharf conturirte Begrenzung an, die entweder, wie erwähnt, sogleich eine kugelförmige, wie z. B. bei *Fucus*, oder anfangs eine birnförmige ist, wie z. B. bei *Ectocarpus*.

In der intacten Zelle zeigen die Fucosankörnchen lebhafte Bewegungen; in den Fäden des Plasmagerüstes gleitet das einzelne Korn bald fort, bald wieder zurück, bald giebt es die Wanderung auf und bleibt still liegen, um nach kürzerer oder länger Zeit diese wieder aufzunehmen. Diesen unregelmässigen Bewegungen zufolge meint Crato, dass die Physoden, resp. die Fucosankörner ein eigenes Bewegungsvermögen besitzen, so dass „sie sich selbstständig

1) N. Wille, Ueber die Wanderung der anorganischen Nährstoffe bei den Laminariaceen. Sonderabdruck aus der Festschrift für Schwendener, Berlin, 1897, p. 323 f.

2) l. c., p. 325.

innerhalb der Plasmalamellen verschieben können" [1]). Einige sind sehr „wanderlustig", andere dagegen träge und halten sich in Ruhe, „um dann gelegentlich aus dieser Ruhe aufzuwachen und ebenfalls umherzuwandern" [2]). Die Erklärung der Fucosanwanderungen als ein mechanisches Hin- und Hertreiben mit den Plasmaströmungen, die übrigens selbst bei Anwendung unserer besten optischen Hilfsmittel nicht sichtbar zu sein brauchen, um die kleinen leichten Fucosankörnchen in Bewegung zu setzen, und in denen die Stromrichtung bald vorwärts bald wieder rückwärts laufe, oder welche sicherlich auch plötzlich local für kürzere oder längere Zeit eingestellt werden können, scheint mir natürlicher und ist sicherlich auch mehr mit der Wahrheit übereinstimmend — besonders da ich glaube, durch meine oben erwähnten Resultate definitiv bewiesen zu haben, dass die Fucosankörner nicht als selbstständige Zellorgane, sondern als ein lebloses Product der Kohlensäure-Assimilation bei den Fucoideen aufzufassen sind. Die Phaeoplasten werden ja auch mit in die Strömungen gerissen — dass sie sich aber langsamer bewegen als die Fucosankörner, muss selbstverständlich sein, weil sie ja so viel grösser und schwerer sind als diese.

Während ihres Herumgleitens im Plasmagerüste zeigen die Fucosankörner oft bedeutende Formveränderungen, indem sie bald einen kreisförmigen Umriss zeigen, bald sind sie länglich oder spindelförmiger, bald von drei- bis mehreckiger Gestalt. Crato meint, dass man es hier mit selbstständig ausgeführten amöboiden Formveränderungen zu thun habe [3]).

Betrachtet man aufmerksam ein Fucosankörnchen auf seiner Wanderung im Plasmanetze, sieht man aber leicht, dass auch diese Formveränderungen gar keine selbstständige sind, sondern rein mechanisch entstehen. Die Körner behalten nämlich, wie erwähnt, fortwährend ihre halbflüssigen Consistenz und ändern deshalb — ganz wie ein Oeltropfen, der durch ein Plasmanetz getrieben wird — ihre Form je nach dem grösseren oder kleineren mechanischen Seitendrucke, den die überall umschliessenden dünneren oder dickeren Plasmafäden auf sie ausüben müssen. In einem feinen, engen Plasmafaden wird demnach der grössere Seitendruck dem Körnchen eine Ei- oder Spindelform geben — Fig. 11*a* und *d*,

1) E. Crato, Morphol. und mikrochem. Unters. u. s. w., p. 1.

2) E. Crato, l. c.

3) cf. E. Crato, die citirten Arbeiten.

Taf. XIV — in den weiten Maschenecken dehnt sich das Körnchen wieder in allen Richtungen aus und nimmt die Gestalt der Ecke an — Fig. 11*b* und *c*, Taf. XIV — und endlich wird das Körnchen einen kreisförmigen Umriss zeigen, wenn man es in einem Plasmafaden unter überall gleich grossem Seitendrucke von oben sieht.

Da nun die Fädenverbindungen im Plasmagerüst oft von sehr ungleicher Weite und Gestalt an nahe aneinander liegenden Stellen sind, und das Durchgleiten des Fucosankernes durch diese Verbindungen gewöhnlich ein sehr schnelles ist, muss man bei der oberflächlichen Beobachtung den Eindruck bekommen, als ob das Fucosankorn unaufhörlich selbstständige amöboide Form-Veränderungen ausführe, was also nicht der Fall ist.

In einer und derselben Zelle finden sich Fucosankörner von der verschiedensten Grösse; die kleinsten sieht man in der Nähe der Phaeoplasten, die grösseren sammeln sich zuletzt gewöhnlich in grösseren oder kleineren traubenförmigen Häufchen in der Mitte der Zelle. Unmittelbar nach der Ausscheidung aus dem Phaeoplasten sind die Körner also durchgehend klein, später werden sie gewöhnlich grösser. In welcher Weise diese Volumvergrösserung stattfindet, habe ich nicht näher untersucht; nicht unwahrscheinlich ist es aber, dass sie durch Zusammenschmelzen mehrerer kleiner Körner zu einem grösseren zu Stande komme.

Die stattfindende Wanderung des Fucosans von den Assimilationsheerden in die Speicherungs- oder Leitungsgewebe — wo solche auftreten — hinein, oder bis an die Verbrauchsorte überhaupt, geschieht wahrscheinlich durch die stetige Umbildung in irgend ein leicht diosmirendes Product — sowie bei den höheren Pflanzen Stärke oder Oel sich stetig während des Transportes in leicht wandernden Zucker umbilden.

In meiner früheren, oben citirten Arbeit habe ich p. 355 geäussert, dass die grösseren Fucosankörnchen eine deutliche concentrische Schichtung zeigen. Ich bin aber jetzt nach erneuerten Untersuchungen geneigt zu glauben, dass diese Schichtung, die oft sehr augenfällig ist, nur auf Interferenzphänomenen beruhe.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIV.

Fig. 1. *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.; Theil eines assimilirenden Phaeoplasten. × 1040. *a* um 10,10, *b* um 10,33, *c* um 10,43 und *d* um 10,47 Uhr Vm. gezeichnet. Die Pfeile deuten hier wie sonst in der Tafel die Bewegungsrichtung der Fucosankörner ins Zelllumen an.

Fig. 2. *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.; Theil eines assimilirenden Phaeoplasten, × 1040. *a* um 11,55, *b* um 12,03 und *c* um 12,20 Mittags gezeichnet.

Fig. 3. *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm.; Astzelle einer Pflanze, die unmittelbar vorher 16 Stunden verdunkelt und im Seewasser mit 0,0005 % Methylviolett kultivirt worden war, × 690. *a* um 12,28 und *b* um 12,40 Uhr Mittags während voller Belichtung gezeichnet.

Fig. 4. *Elachista fucicola* (Velley) Aresch.; eine Gipfelzelle einer Pflanze, die unmittelbar vorher 22 Stunden verdunkelt und im Seewasser mit 0,0003 % Methylviolett kultivirt worden war, × 690. *a* um 9,43, *b* um 10,10 und *c* um 10,42 Uhr Vm. bei voller Belichtung gezeichnet.

Fig. 5. *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm.; Fucosan bildender Phaeoplast, × 610; *a* um 10,45, *b* um 10,50, *c* um 10,56 und *d* um 11,0 Uhr Vm. gezeichnet.

Fig. 6. *Chordaria flagelliformis* (Müll.) Ag.; Assimilationshaar einer Pflanze, die unmittelbar vorher 15 ½ Stunden verdunkelt und im Seewasser mit 0,0002 % Methylviolett kultivirt worden war, × 610. *a* um 10,07, *b* um 11,32 Uhr Vm. während voller Belichtung gezeichnet.

Fig. 7. *Dictyosiphon hippuroides* (Lyngb.) Kütz. Innere Assimilationszelle mit Fucosan bildenden Phaeoplasten, × 455.

Fig. 8. *Fucus serratus* L; Theil einer Siebzelle mit Fucosan bildenden Phaeoplasten, × 600.

Fig. 9. *Ectocarpus spec.*; Fucosan bildender Phaeoplast, × 1040.

Fig. 10. *Sphacelaria cirrhosa* (Roth.) Ag. *a* Gipfelzelle einer Lichtpflanze, *b* Gipfelzelle einer Pflanze, die 12 Tage verdunkelt worden war. × 375.

Fig. 11. Fucosankorn in einer *Sphacelaria cirrhosa*-Zelle, während seines Herumgleitens im Plasmanetz mechanisch amöboide Bewegungen zeigend. × 1040.

Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung.

Von

H. O. Juel.

Mit Tafel XV und XVI.

I. Die Tetradentheilung in der Samenanlage von *Larix*.

(Hierzu Taf. XV.)

Die Homologien zwischen den Gefässkryptogamen und den Phanerogamen in Bezug auf ihre Fortpflanzungsorgane sind in ihren Hauptzügen schon lange allgemein erkannt. Die Pollenfächer der Antheren sind Mikrosporangien, die Pollenkörner Mikrosporen; der Nucellus der Samenanlage ist ein umgewandeltes Makrosporangium, und der Embryosack entspricht einer Makrospore. Aber während die Pollenkörner in derselben Weise, wie die Sporen aller Gefässkryptogamen, nämlich durch eine Tetradentheilung von Sporenmutterzellen erzeugt werden, wird ziemlich allgemein angenommen, dass der Embryosack ohne vorhergehende Tetradentheilung entstehe.

Ich glaube, dass diese Ansicht schon a priori ziemlich unwahrscheinlich ist. Im Archespor eines Pteridophyten-Sporangiums werden nacheinander mehrere Zelltheilungen ausgeführt. Die zuerst auftretenden Theilungen haben nur den Zweck, das Archespor zu vergrössern und dadurch eine grosse Anzahl von Sporenmutterzellen zu bilden. Diese Theilungen unterscheiden sich nicht wesentlich von den Zelltheilungen in den vegetativen Geweben, und ihre Anzahl variirt in hohem Grade je nach der Grösse des Sporangiums. Dann hören diese Theilungen auf, und nach einer Ruhe- und Zuwachs-Pause treten in jeder Zelle die beiden Theilungen ein, welche die Tetradentheilung constituiren. Das Eigenthümliche dieses Theilungsactes liegt nicht nur darin, dass die Mutterzellen je vier Sporen erzeugen, sondern vielleicht in noch höherem Grade in der Reduction der Chromosomenzahl, welche schon am Anfang

der Tetradentheilung eintritt. Die Eigenart dieser beiden Theilungen zeigt sich auch darin, dass die Kerntheilungen derselben atypisch sind. Wenn nun in einem solchen Sporangium eine Reduction der Sporenzahl eintritt, so kann dies nur dadurch geschehen, dass die Anzahl der im Archespor ausgeführten Theilungen beschränkt wird. Diese Beschränkung trifft aber die früheren Theilungen im Archespor, während die Tetradentheilung erhalten bleibt. Ich erinnere hier nur an die Entwickelungsgeschichte der Makrosporangien von *Isoëtes* und *Azolla*. Wenn aber das Makrosporangium sich zu einer Samenanlage entwickelt, so wird die Reduction der Chromosomenzahl dadurch nicht überflüssig, sondern muss noch ausgeführt werden, und es ist daher zu erwarten, dass auch hier die Tetradentheilung noch stattfinden wird.

Freilich kann man hier einwenden: es sei auch denkbar, dass die Reduction der Chromosomenzahl ihren Platz in der Entwickelung verändert habe, so dass sie mit jenen beiden Theilungen, welche einst die Tetradentheilung gebildet, nicht mehr zusammenfällt. Wenn aber eine solche Verschiebung der Chromosomenreduction allmählich eingetreten wäre, so könnte sie wahrscheinlich doch auch an ihrer neuen Stelle als Tetradentheilung aufgefasst werden. Wäre sie indessen sprungweise auf einen fremden Platz verstellt worden, dann würde man wohl vielleicht auf das Vorhandensein einer Tetradentheilung verzichten müssen. Aber ein solcher Sprung in der Entwickelung ist nicht ohne zwingende Gründe anzunehmen. Das wahrscheinlichste ist daher, dass die Tetradentheilung bei der Umwandlung der Makrosporangien in Samenanlagen erhalten worden ist. Es handelt sich nur darum, dieselbe in der Entwickelung der Samenanlagen aufzusuchen. Ehe man wirklich eingehend nach derselben gesucht hat, ist man kaum berechtigt zu behaupten, sie existire nicht.

Overton sprach 1893 den Gedanken aus, dass die Embryosackmutterzelle das morphologische Aequivalent der Pollenmutterzelle sei[1]). Damals fehlte es indessen an Beweisen für die Wahrheit dieses Satzes. In einer vor Kurzem erschienenen Abhandlung habe ich diese Ansicht vertheidigt[2]), indem ich darzulegen versuchte,

1) Overton, Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesellsch. Zürich, Bd. 38, 1893, p. 172.

2) Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 33, No. 5, 1900.

dass diejenige Theilung, welche die Embryosackmutterzelle erleidet, die Tetradentheilung ist. Nach dieser Ansicht tritt also die Tetradentheilung in den Samenanlagen gerade da auf, wo man sie sonst findet, nämlich bei der Bildung der Sporen, d. h. der Embryosäcke.

Bei der Umwandlung des Makrosporangiums in eine Samenanlage hat die Tetradentheilung allerdings einige Veränderungen erlitten: die Zellen der Tetrade liegen in einer Reihe; öfters enthält die Tetrade nicht vier, sondern angeblich nur drei Zellen[1]); nur eine Zelle in der Tetrade wird weiter entwickelt; jene charakteristischen Wandverdickungen, welche den Pollentetraden eigenthümlich sind, werden an der Tetrade in der Samenanlage nicht gefunden. Diese Unterschiede sind von untergeordneter Bedeutung. Das wesentliche Charakteristicum der Tetradentheilung darf dagegen nicht verloren gegangen sein. Dies Charakteristicum ist die Reduction der Chromosomenzahl, und weil bei den höheren Pflanzen jene Reduction immer mit den sogen. atypischen Formen der Kerntheilung verknüpft ist, so sind diese Kerntheilungsmodi auch als Kriterien der Tetradentheilung zu betrachten. Hier muss daher der Schwerpunkt der Beweisführung liegen. Wenn die Theilung der Embryosackmutterzelle als eine Tetradentheilung aufgefasst werden soll, so muss nachgewiesen werden, dass diese Theilung mit einer reducirten Chromosomenzahl anhebt, und dass ihre erste Kerntheilung heterotypisch, ihre zweite homöotypisch[2]) ist. Weil aber die letztere Kerntheilungsart weniger studirt und schwieriger zu erkennen ist, dürfte vorläufig das Hauptgewicht auf das Constatiren der heterotypischen Natur der ersten Kerntheilung zu legen sein.

---

1) Siehe das Verzeichniss dieser Angaben in meiner oben citirten Abhandlung Ich erlaube mir, zu vermuthen, dass nicht alle jene Angaben zuverlässig sind. In vielen Fällen dürfte es sehr schwierig und ohne Anwendung der Mikrotom-Methoden vielleicht unmöglich sein, die Zahl der Tochterzellen zu ermitteln. So wurde z. B. von früheren Verfassern angegeben, dass die Embryosackmutterzelle bei *Helleborus* und *Larix* drei Tochterzellen erzeuge. Mottier (Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 31, p. 144) zeigte indessen, dass bei *Helleborus* vier Tochterzellen gebildet werden, und ich werde in diesem Aufsatze dasselbe für *Larix* nachweisen.

2) Strasburger, Histol. Beitr. VI. Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900, p. 102.

Solche Beweise, wie die hier postulirten, sind schon, obgleich nur in geringer Zahl, geliefert worden. Strasburger[1]) constatirte, dass die reducirte Chromosomenzahl bei *Allium* und *Helleborus* zuerst im Kern der Embryosackmutterzelle zum Vorschein kommt. Mottier (a. a. O., p. 142) giebt an, dass die erste Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle bei *Helleborus* heterotypisch ist, wie es auch aus seiner Beschreibung und seinen Abbildungen deutlich hervorgeht, und ebenso verhält es sich nach ihm bei *Podophyllum*. Duggar[2]), welcher die Embryosackbildung bei *Bignonia* studirte, betrachtet die erste Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle dieser Pflanze als heterotypisch (die angeführten Beweise sind allerdings etwas unvollständig). Ich selbst (a. a. O., p. 16 und 34) habe erwiesen, dass die erste Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle bei *Antennaria dioica* eine reducirte Chromosomenzahl zeigt und die Merkmale einer heterotypischen Theilung besitzt. Die hier angeführten Thatsachen, welche die Zukunft hoffentlich vermehren wird, machen es wahrscheinlich, dass der Embryosack bei den Angiospermen im Allgemeinen durch eine Tetradentheilung angelegt wird.

Von den Gymnospermen wissen wir in dieser Beziehung nur, dass im Nucellus eine Embryosackmutterzelle auftritt (in einigen Fällen mehrere), dass diese in eine Reihe von 3—4 Zellen getheilt wird, und dass eine dieser Tochterzellen, öfters die basale, zum Embryosack wird[3]). Die Entwickelung ist insofern ganz dieselbe wie bei den Angiospermen. Auch wissen wir, dass die Kerne im Endosperm, also im Embryosacke, dieser Pflanzen eine reducirte Chromosomenzahl haben[4]), aber es ist nicht untersucht worden, auf

1) Strasburger, Histol. Beitr. I. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888, p. 242.

2) Duggar, On the development of the Pollen Grain and the Embryo-sac in *Bignonia venusta*. Bull. Torrey bot. club., Bd. 26, 1899, p. 102.

3) Vergl. die folgenden Arbeiten: Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879 (*Taxus*, *Larix*, *Ephedra*, *Gnetum*). — Treub, Recherches sur les Cycadées. Ann. sc. nat., sér. 6, bot., tom. 12, 1881 (*Ceratozamia*). — Jaccard, Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica* (Diss. Zürich). Lausanne 1894. — Karsten, Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. Botan. Ztg., Bd. 50, 1892, und Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 6, 1893. — Shaw, Contribution to the life-history of *Sequoia sempervirens*. Botan. Gaz., Bd. 21, 1896.

4) Overton, Ueber die Reduction der Chromosomen etc., p. 178. — Dixon, Fertilization of *Pinus silvestris*. Ann. of bot, vol. 8, 1894, p. 21. — Blackmann, On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris* L. Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B., vol. 190, 1898, p. 413 u. f.

welchem Entwickelungsstadium die Reduction eintritt. Für die Hypothese von der Tetradentheilung in der Samenanlage der Phanerogamen wäre es indessen von grosser Bedeutung zu wissen, ob nicht vielleicht auch bei den Gymnospermen die Reduction bei der Theilung der Embryosackmutterzelle eintritt, und ob diese Theilung auch im Uebrigen die Charakteristica einer Tetradentheilung aufweist. Um dies zu ermitteln, habe ich die folgende Untersuchung über die Embryosackbildung bei *Larix sibirica* vorgenommen.

Um die jüngsten Entwickelungsstadien der Embryosackmutterzelle von *Larix sibirica* zu bekommen, fing ich mit dem Einsammeln des zu fixirenden Materials schon vor dem Abschmelzen des Schnees, Mitte April 1900, an. Ich schnitt eine Anzahl Aeste des Baumes ab, setzte sie in ein Gefäss mit Wasser und liess sie im Zimmer sich entwickeln. Schon nach ein paar Tagen hatten die Knospen zu schwellen angefangen und von nun an wurden während einer Woche täglich ein paar Kätzchen conservirt. Am 1. Mai holte ich mir neue Zweige, deren Knospen jetzt schon geöffnet waren, und behandelte diese in derselben Weise, um für die späteren Entwickelungsstadien Material zu bekommen. Durch diese Behandlung wurde die Entwickelung der Kätzchen etwas beschleunigt, wodurch ich grössere Aussicht hatte, die gewünschten Kerntheilungsstadien zu bekommen.

Beim Conserviren wurden die Deckschuppen entfernt und das ganze Kätzchen zuerst in starken Spiritus getaucht, um die Luft zu entfernen, dann in Wasser abgespült und endlich in die Flemming'sche Fixirungsflüssigkeit eingelegt[1]). Das Material wurde dann in der üblichen Weise behandelt, nur mit der Veränderung, dass die Objecte aus dem Cedernholzöl in ein Gemisch von diesem Oel mit Paraffinöl (flüssigem Paraffin) und dann in reines Paraffinöl kamen. In dieser Flüssigkeit wurden die Samenschuppen vom Kätzchen vorsichtig losgelöst und dann erst erfolgte die Ueberführung in geschmolzenes hartes Paraffin. Beim Schneiden wurden die Objecte so orientirt, dass die Medianebene der Samenschuppe

1) Dieselbe war nach dem Recepte des „stärkeren Flemming'schen Gemisches" zusammengesetzt, aber mit nur der Hälfte des für dasselbe angegebenen Osmiumsäuregehaltes.

eine Neigung von ungefähr 45° gegen die Schnittfläche hatte. Ich bekam in dieser Weise im Allgemeinen recht gute Längsschnitte durch den Nucellus. Die Schnitte wurden mit Safranin-Gentiana-Orange oder Safranin-Gentiana-Lichtgrün gefärbt.

Schon in der eben aufbrechenden Knospe ist die Embryosackmutterzelle ziemlich weit entwickelt. Sie kann aus dem Nucellus herausgedrückt werden und erscheint dann als eine ziemlich grosse, kugelrunde Zelle, die mit grossen Stärkekörnern vollgepfropft und mit einem grossen Zellkern versehen ist. Der Zellkern enthält einen grossen Nucleolus und einen unregelmässig gewundenen homogenen Kernfaden von gleichmässiger Dicke (Fig. 1). Er befindet sich also zu dieser Zeit in einem weit früheren Entwickelungsstadium als der Kern der Pollenmutterzelle, welcher nach Belajeff[1]) sich während der Winterruhe im „lockeren Knäuelstadium" befindet, d. h. in demjenigen Prophasenstadium der heterotypischen Kerntheilung, wofür Häcker die Bezeichnung Diakinese eingeführt hat[2]).

Die Embryosackmutterzelle wächst bald in die Länge und der Platz des Kernes ist jetzt in den allermeisten Fällen im terminalen, dem Scheitel des Nucellus zugekehrten, Ende der Zelle. Die Stärke ist dagegen jetzt vorwiegend im basalen Theil der Zelle gehäuft. Dabei beginnt eine Veränderung im Bau des Kernfadens sichtbar zu werden. Derselbe erscheint bei mässiger Vergrösserung unverändert, aber bei der stärksten Vergrösserung wird man gewahr, dass er uneben und körnelig geworden ist. Dies wird später deutlicher, der Faden zeigt dann Knoten, die durch dünnere Partien verbunden sind (Fig. 2).

In den hierauf folgenden Stadien wird der Verlauf des Kernfadens sehr wirr, und da sein Gefüge dabei sehr gelockert und unregelmässig wird, sind die einzelnen Fadenzüge oft sehr schwierig zu unterscheiden. Stellenweise ist der Faden noch perlschnurförmig, an anderen Stellen liegen die Körnchen im Faden nebeneinander, so dass er dicker erscheint (Fig. 3). Die Körnchen sind indessen nicht so angeordnet, dass von einer doppelten Körnchenreihe die Rede sein kann, es ist also keine Spaltung des Fadens, wenigstens keine deutliche, wahrnehmbar. Zuweilen scheint es, als ob ein gespaltener Fadenzug vorliege, aber eine genauere Unter-

1) Belajeff, Zur Kenntn. d. Karyokinese bei d. Pflanz. Flora, Bd. 79, 1894.

2) Häcker, Biol. Centralbl., Bd. 17, 1897; Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, p. 101.

suchung zeigt dann, dass es sich um zwei parallel verlaufende Fäden handelt, welche eine Strecke weit miteinander verklebt sind.

Der Kern geht jetzt allmählich in die Phase der Diakinese über, indem der Kernfaden noch dicker wird und in Segmente oder Chromosomen zerfällt (Fig. 4 u. 5). Der Bau des Kernfadens ist noch durchaus körnig und ziemlich locker. Mehrere Körnchen liegen nebeneinander im Faden, und eine Längsspaltung konnte ich auch hier nicht constatiren. Die Gestalt der einzelnen Chromosomen ist ziemlich verschieden und schwierig festzustellen, weil sie sich offenbar leicht miteinander verkleben und auch leicht zerrissen werden. Indessen sah ich in diesen Kernen oft O- und 𝔛-förmige Figuren, wie sie auch in Fig. 4 und 5 abgebildet sind. Dies sind gerade solche Formen der Chromosomen, die für das Diakinesenstadium charakteristisch sind.

Die Lage der Chromosomen ist in diesen Kernen zum Theil an der Kernwand, aber zum Theil auch im Kernraum. Sowohl dieser Umstand als auch die oft ziemlich unbestimmte Form der Chromosomen machen es wahrscheinlich, dass die eben beschriebene Phase nicht den Höhepunkt der Diakinese darstellt. Es fehlen mir leider die Stadien, welche den Uebergang zur Spindelbildung vermitteln.

Ich will hier die Uebereinstimmung zwischen der Diakinese der Embryosackmutterzelle und der von Belajeff (a. a. O.) beschriebenen Diakinese der Pollenmutterzelle hervorheben. Im Pollenmutterzellkern liegt das Chromatin gruppenweise in der Peripherie des Kernes, jede Gruppe entspricht einem Chromosom; die einzelnen Nucleomikrosomen sind in den Chromosomen deutlich markirt; meistens ist die Form des Chromosomes ringartig, aber weil die Ringe oft Fortsätze haben, scheint es, als ob die Anordnung unregelmässig wäre. Offenbar sind dies dieselben Verhältnisse, die ich oben für den Embryosackmutterzellkern mit etwas anderen Worten angegeben habe.

Das nächste Stadium, das ich beobachtet habe, zeigt eine sehr junge Kernspindel. Sie bildet einen spindelförmigen Schlauch von längsgehenden Kinoplasmafasern, in dessen Mitte die Chromosomen gehäuft liegen. Diese haben ihr Aussehen jetzt wesentlich verändert, sie sind nicht mehr körnig, sondern gänzlich homogen und glatt, eine Veränderung, welche Belajeff an den Chromosomen in der Pollenmutterzelle in demselben Entwickelungsstadium beobachtet hat. Bei einigen, die mehr isolirt liegen, konnte ich constatiren,

dass sie noch an der Mitte umgebogen waren. Eine Längsspaltung dieser gebogenen Chromosomen konnte ich nicht gewahr werden. Die Substanz der Chromosomen ist hier im Verhältniss zur Diakinese offenbar condensirt worden, denn sie sind jetzt weit kleiner als vorher.

Von entwickelten Kernspindeln mit mehr oder weniger regelmässigen Kernplatten (Fig. 6 und 7) habe ich eine grössere Anzahl gesehen. Die Chromosomen zeigen hier ziemlich verschiedene Formen, aber immer bilden sie dicke, klumpenförmige Körper mit Vorsprüngen. Sie erscheinen jetzt wieder etwas grösser, als während der Ausbildung der Kernspindel, ohne Zweifel weil die Kernfäden sich längs ihrer Mitte gelockert haben, die Spaltung vorbereitend. An den Chromosomen sind jetzt Spindelfasern befestigt, und zuweilen ist zu sehen, wie von zwei polwärts gerichteten Vorsprüngen je ein Bündel von Fasern ausgeht (Fig. 8*a*). In anderen Kernfiguren sind diese gegen die Pole gerichteten Fortsätze erheblich verlängert (Fig. 6). In Fig. 7*b* ist ein Chromosom (das zu oberst liegende) zu sehen, das dick stabförmig ist und am zugekehrten Ende vierfach erscheint. Auch die in Fig. 8 abgebildeten Chromosomen lassen einen solchen Bau vermuthen. Sowohl hieraus, wie aus der Gestalt der Chromosomen überhaupt, geht die heterotypische Natur dieser Theilung hervor.

Den Verlauf der Spaltung der in der Kernplatte liegenden Chromosomen habe ich nicht gesehen. Nachdem die Trennung der Tochterchromosomen schon vollzogen ist, haben dieselben eine sehr charakteristische Form (Fig. 9 und 10). Ein solches Chromosom besteht nämlich aus zwei V- oder U-förmigen Körpern, die an der Umbiegungsstelle wie zusammengewachsen sind, während die vier Enden frei sind und etwas divergiren. Gerade so sehen die Tochterchromosomen aus während der Metakinese der ersten Kerntheilung in der Pollenmutterzelle bei *Larix*, welche Strasburger[1]) eingehend beschrieben hat. Er hebt in derselben Arbeit hervor, dass es gerade diese bei der ersten Kerntheilung vollzogene (schon von Flemming[2]) bei der Spermatogenese von *Salamandra* constatirte), doppelte Spaltung der Chromosomen ist, welche das Wesentliche einer heterotypischen Kerntheilung ausmacht.

---

1) Strasburger, Histol. Beitr. VI, p. 70; Fig. 151 u. 152, Taf. III.

2) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.

Sobald die Tochterchromosomen sich den Polen nähern, trennen sich die V- oder U-förmigen Hälften von einander (Fig. 11). Zuweilen sieht man sie noch paarweise neben einander, aber mehrere von ihnen scheinen isolirt zu liegen. Nach dem Abschluss der Kerntheilung gehen die Tochterkerne in den Zustand der Ruhe über.

Ehe ich zur zweiten Kerntheilung übergehe, will ich gewisse eigenthümlichen Gebilde im Cytoplasma erwähnen, die ich während der ersten Kerntheilung vielfach beobachtet habe. In dem jüngsten der untersuchten Stadien (Fig. 1) konnte ich diese Gebilde nicht finden, aber in Embryosackmutterzellen von demselben Alter, wie die in Fig. 2 abgebildete, sah ich dieselben regelmässig auftreten. Im terminalen Ende der Zelle, oberhalb des Kernes, liegt eine ziemlich deutlich begrenzte Partie von Plasma, das eine faserige Structur hat. Die Fasern sind netzartig verbunden, aber gehen vorzugsweise in einer Richtung, so dass die Maschen sehr schmal und in derselben Richtung gedehnt sind. Die Richtung ist verschieden, transversal (Fig. 2) oder longitudinal. Dieses Faserplasma färbt sich etwas stärker als das übrige Cytoplasma, und die Färbung rührt ausschliesslich vom Safranin her. In einer Embryosackmutterzelle von demselben Alter sah ich auch im basalen Ende der Zelle eine solche Plasmapartie. Dieser Theil der Zelle ist indessen von Stärkekörnern dermassen vollgepfropft, dass es ungemein schwierig ist, den Bau des Cytoplasmas hier zu studiren. Diese Gebilde sind ohne Zweifel mit den in der Embryosackmutterzelle der Lilium-Arten von Mottier[1]) und Dixon[2]) beschriebenen identisch. Während der Diakinese ist diese faserige Plasmapartie oberhalb des Kernes noch vorhanden. Zuweilen breitet sie sich jetzt nach den Seiten aus und scheint dabei eine undeutliche Strahlung am Scheitel des Kernes darzustellen.

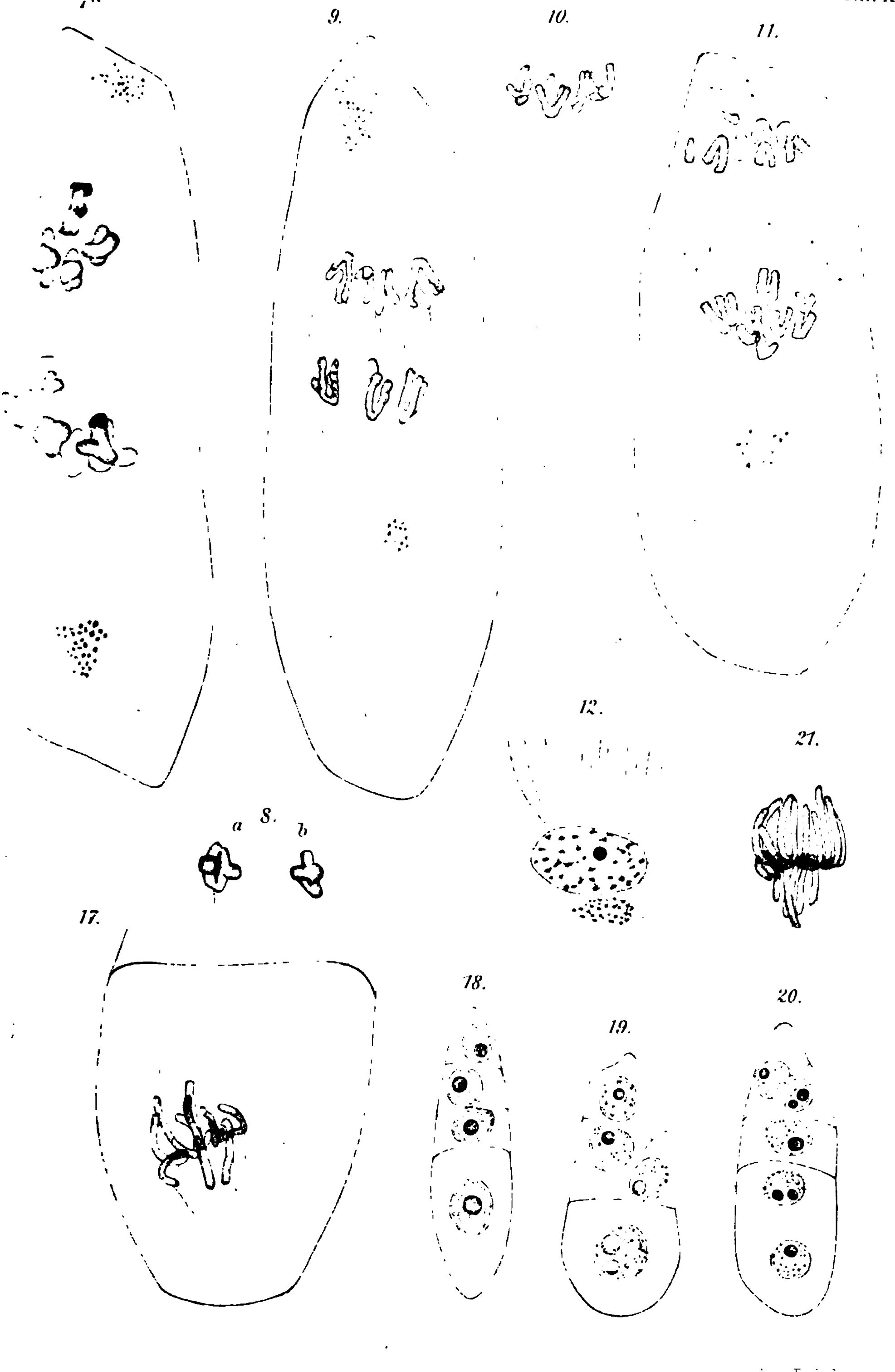
Wenn die Kernspindel in der Embryosackmutterzelle sich ausgebildet hat, ist jene faserige Plasmapartie nicht mehr zu sehen. Aber neben den Spindelpolen liegt jetzt je eine ziemlich dichte Masse von Plasmakörnern (Fig. 6, 7, 9, 11, Taf. XV). Diese zeigen

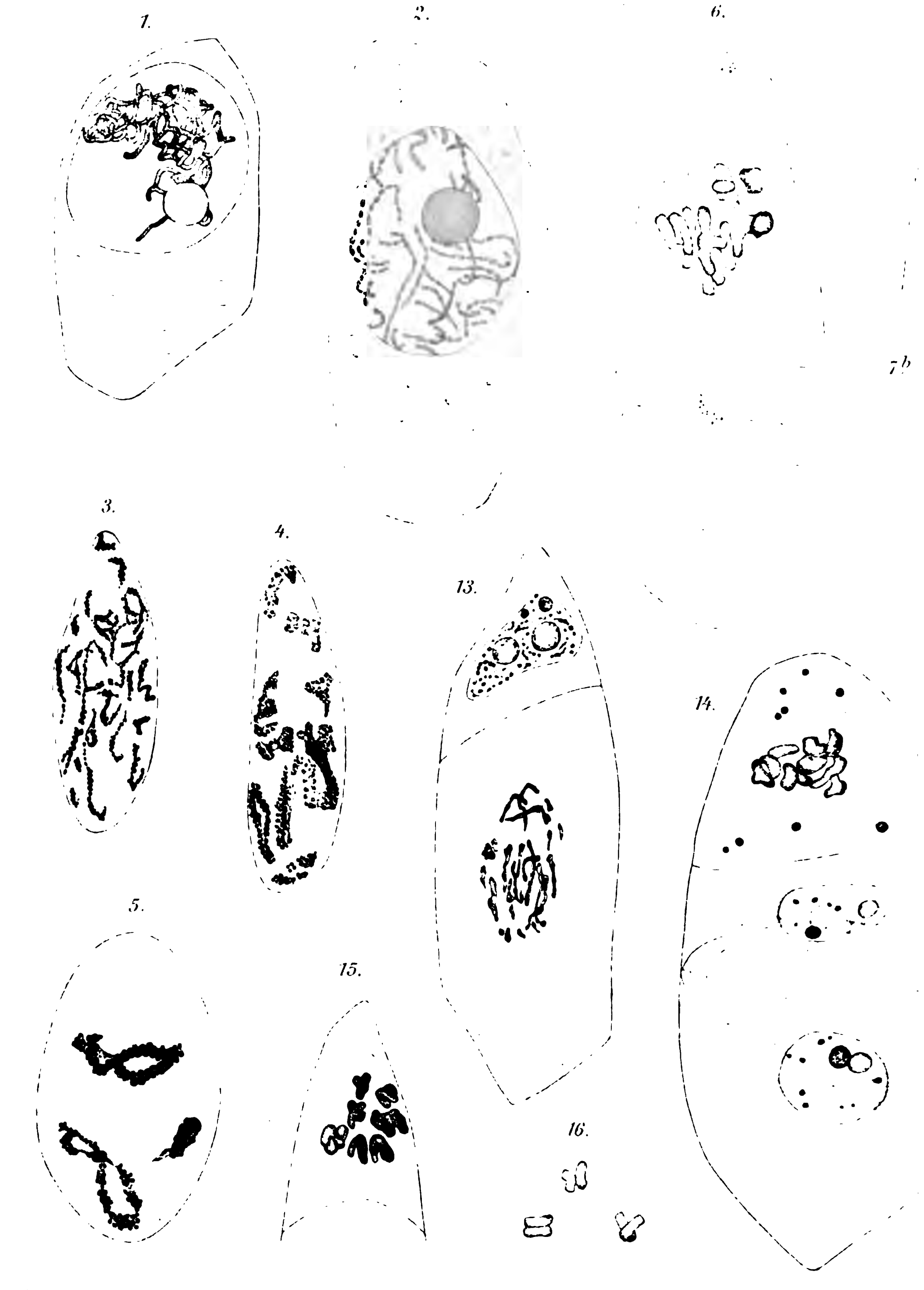
---

1) Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 31, p. 126, Fig. 3, Taf. II.

2) Dixon, On the chromosomes of *Lilium longiflorum*. Proceed. Royal Irish Acad., ser. 3, vol. III, 1896; Fig. 15, Taf. XXIII. Vergl. auch Bouin's Aufsätze über denselben Gegenstand in Bibliogr. anatom. 1898 und Arch. d'anat. microsc, II, 1899, die mir leider nur durch ein Referat bekannt sind (Prenant, Sur le protoplasma supérieur etc. Journ. de l'anat. et de la physiol., Bd. 34, 1898, p. 686.

Taf. XI.




1.
2.
6.
7b
3.
4.
13.
14.
5.
15.
16.

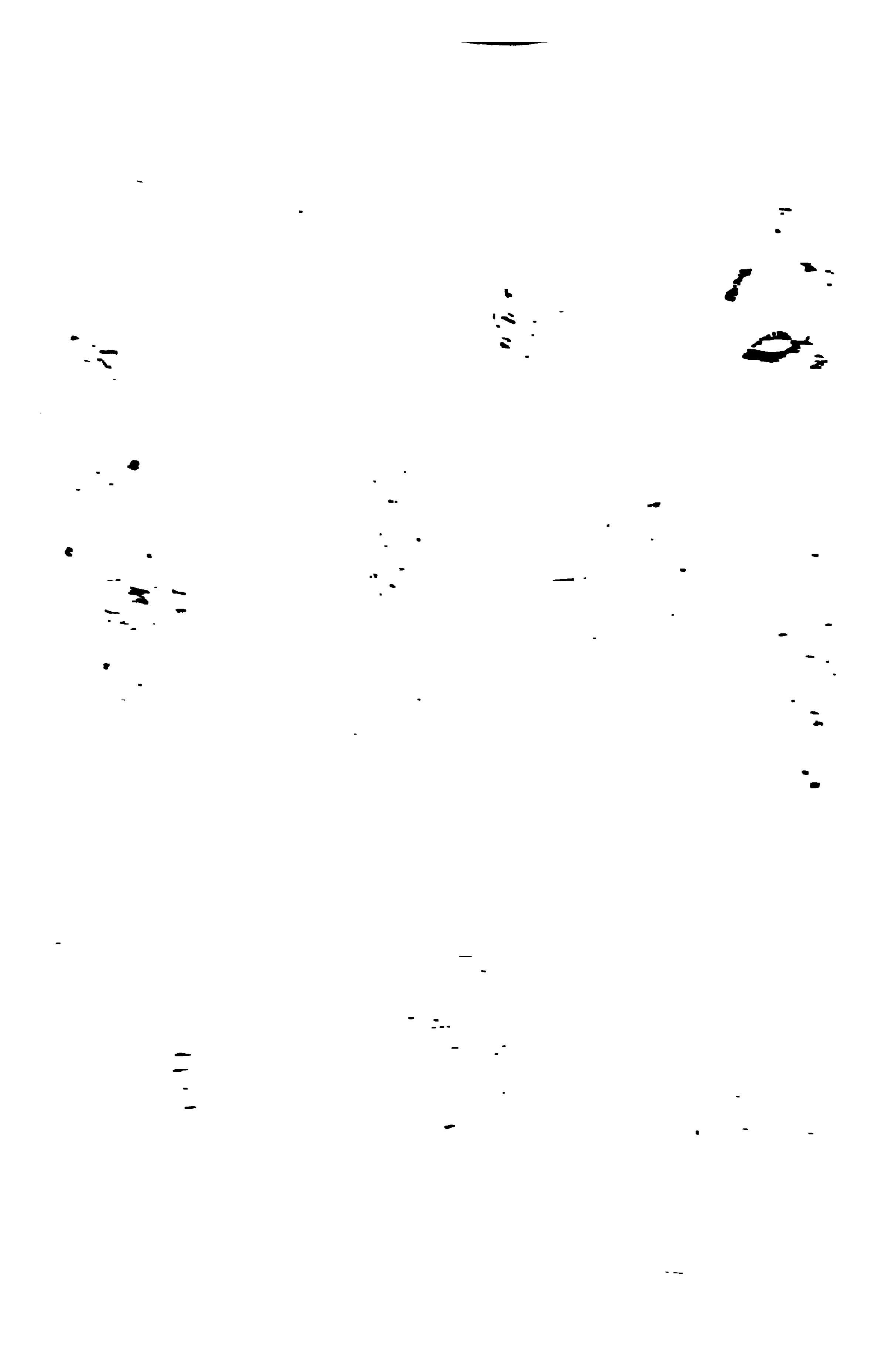
Taf. XV.

7ª. 9. 10. 11.

12. 21.

8. a b

17. 18. 19. 20.



dieselbe blasse Färbung wie das früher auftretende Faserplasma. Die Körnermassen bleiben während der ganzen Metakinese unverändert. Nachdem die Tochterkerne ausgebildet sind, liegt noch an denselben Stellen neben den Kernen je eine begrenzte Plasmamasse, deren körnige Structur jetzt in eine netzartige überzugehen scheint (Fig. 12).

Ich wage nicht zu behaupten, dass die faserigen Plasmapartien der Prophasenstadien mit den Körnermassen der Spindelstadien identisch sind, aber es kommt mir doch sehr wahrscheinlich vor, dass jenes Faserplasma in irgend einer Weise bei der Ausbildung der Kernspindel verwendet wird, und dass die Körnermassen ein Umwandlungsproduct oder einen Rest desselben darstellen. Da Centrosomen bei den höheren Pflanzen von den meisten späteren Verfassern vermisst werden, während sie bei Algen und Pilzen vorkommen, so könnte man vermuthen, dass die hier erwähnten Gebilde die Stelle von Centrosomen vertreten. Ich will indessen hierüber keine bestimmte Ansicht aussprechen.

Ich fahre jetzt mit der Beschreibung der Kerntheilungen fort. Nach der schon beschriebenen ersten Kerntheilung wird eine Querwand in der gewöhnlichen Weise gebildet. Die Kernfigur liegt, wie an den Abbildungen zu sehen, immer im terminalen Theil der Zelle, und daraus folgt, dass durch die neue Wand eine kleine terminale und eine grosse basale Zelle entstehen (Fig. 13).

Der zweite Theilungsschritt zeigt immer die Eigenthümlichkeit, dass die grosse Zelle sich früher theilt, als die kleine. Dies geht aus Fig. 13 und Fig. 14 hervor, in beiden ist der Kern der oberen Zelle zurück geblieben, und so habe ich es immer gefunden. Die Kerntheilung in der grossen Zelle habe ich sehr selten gesehen. Das in Fig. 13 dargestellte Prophasenstadium ist nicht besonders instructiv. Dasselbe gilt auch von einer Kernspindel, der einzigen, die ich gesehen habe. Die in der Kernplatte liegenden Chromosomen sind hier ziemlich lang und schmal. In ein paar Fällen scheinen sie zu Paaren vereinigt zu sein, aber nicht so deutlich, dass dies als ein Beweis einer homöotypischen Theilung gelten könnte.

Von grösserem Interesse zeigte sich die Kerntheilung in der kleinen Zelle, welche ich mehrmals beobachtet habe (Fig. 14, 15 und 16). Alle die beobachteten Fälle zeigen junge Kernspindeln, in denen die Chromosomen noch nicht zur Kernplatte angeordnet sind. Die Chromosomen sind hier ziemlich kurz und dick, und an

vielen konnte ich constatiren, dass sie aus zwei miteinander vereinigten, oft U-förmig gekrümmten Stäbchen zusammengesetzt waren (Fig. 15 und 16). Es geht hieraus hervor, dass sie schon vor der Kerntheilung in Tochterchromosomen zerlegt sind, was ohne Zweifel darauf beruht, dass die Tochterchromosomen der vorhergehenden Theilung schon gespalten waren. Die in der kleineren Zelle ausgeführte Kerntheilung ist daher ganz gewiss eine homöotypische[1]), und wir dürfen daher annehmen, dass die Kerntheilung in der grösseren Schwesterzelle auch eine solche ist.

Die Längsrichtung der Kernspindel kann in der kleinen Zelle verschieden sein, öfters schräg (Fig. 14), in anderen Fällen longitudinal oder transversal. Nachdem die Kerntheilungen in beiden Zellen vollzogen sind, werden neue Querwände gebildet, so dass eine grössere, basale, und drei kleinere, terminale Zellen entstehen, und damit ist die Tetrade fertig gebildet[2]). Diejenige Anordnung der Zellen, welche bei den Angiospermen vorherrscht, nämlich dass die Zellen eine Längsreihe bilden, kommt nicht oft vor (Fig. 18). Oefter ist die oberste Querwand schräg gestellt (Fig. 20). In einer Tetrade fand ich alle drei Wände gegeneinander schief gerichtet (Fig. 19).

Die grosse basale Zelle stellt den jungen Embryosack dar, und die drei oberen sollen jetzt allmählich der Zerstörung anheimfallen, ganz wie bei den Angiospermen. Die Zellwand, welche den Embryosack bekleidet, färbt sich dunkler und scheint dicker zu sein, als die Wände der Schwesterzellen. Der Kern des Embryosacks führt bald eine Kerntheilung aus. Eine solche Kernspindel ist in Fig. 17, Taf. XV abgebildet. Die Chromosomen haben hier die Gestalt langer Stäbchen, deren eines Ende gekrümmt ist und im Aequator liegt, während das andere gegen einen der Pole gerichtet ist. Sie sind nicht gespalten. Dies ist eine typische Kerntheilung, die Anordnung ist nämlich dieselbe wie in den Kernspindeln der Zellen im Nucellus, deren eine in Fig. 21 abgebildet ist.

---

1) Strasburger, Histol. Beitr. VI, p. 102.

2) Strasburger (Die Angiosp. und die Gymnosp., p. 113) hat angegeben, dass bei *Larix europaea* nur die terminale, kleinere, Zelle sich theile, die grössere, basale, aber sich direct zum Embryosack entwickele. Ohne Zweifel hat er die Theilung der basalen Schwesterzelle übersehen. Seine Fig. 26, Taf. X zeigt nur drei Zellen, aber zwischen der grossen, unteren, und den beiden oberen ist vielleicht die Spur einer vierten, zusammengedrückten Zelle zu sehen, welche er als eine gequollene Querwand aufgefasst hat.

Nach dieser Kerntheilung wird keine Querwand gebildet (Fig. 20). Es zeigt sich hierdurch, dass diese Theilung nicht als eine Wiederholung der früher ausgeführten aufzufassen ist. Die Tetradentheilung ist abgeschlossen, und jetzt fängt eine neue Periode an, die Entwickelung des Embryosackes, d. h. die Ausbildung der Makrospore zum Gamophyten.

Es erübrigt noch die Chromosomenzahl zu besprechen. Untersuchungen darüber sind schon früher an *Larix* ausgeführt worden. Belajeff (a. a. O.) fand im Kern der Pollenmutterzelle von *L. europaea* 12 Chromosomen, und dieselbe Anzahl fand Strasburger sowohl im Pollenkorn als im Archegon[1]). Overton giebt an, dass bei Abietineen die Kerne des Endosperms 12, diejenigen der vegetativen Zellen 24 Chromosomen enthalten, und diese Angaben scheinen auch *Larix* zu gelten[2]). Die Reduction der Chromosomenzahl ist also constatirt, aber es bleibt noch übrig, festzustellen, wann dieselbe eintritt. Meine Untersuchungen haben in dieser Beziehung folgende Resultate geliefert.

Die Kerne im Nucellus enthalten bei *L. sibirica* mehr als 20 Chromosomen (Fig. 21), wahrscheinlich 24, wie bei *L. europaea*. In der Kernplatte des ersten Theilungsschrittes in der Embryosackmutterzelle (Fig. 6 und 7) zählte ich ungefähr 12 einfache Chromosomen, während der Metakinese ebensoviele Doppelchromosomen (Fig. 9) und nach der Metakinese mehr als 20 Chromosomen, welche hier nur halbirten Chromosomen entsprechen (Fig. 11). Man darf hieraus schliessen, dass die Chromosomenzahl bei dieser Kerntheilung ungefähr 12 ist, und diese Anzahl kehrt auch im zweiten Theilungsschritt, sowie in der ersten Kerntheilung im Embryosack wieder. Alle diese Kerne enthalten also eine reducirte Chromosomenzahl, und weil dieselbe schon im Kern der Embryosackmutterzelle auftritt, so darf man mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Reduction sich während der Prophasen der heterotypischen Theilung dieses Kernes vollzogen hat.

Ich will jetzt die Resultate der Untersuchung zusammenstellen und die Schlussfolgerungen daraus ziehen.

Der Embryosack wird bei *Larix sibirica* in der Weise angelegt, dass die Embryosackmutterzelle durch zwei Theilungsschritte

1) Strasburger, Histol. Beitr. IV. Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena 1892, p. 34.

2) Overton, a. a. O., p. 178.

in vier Tochterzellen getheilt wird, von denen die basale, welche grösser ist, den Embryosack darstellt.

Beim ersten Theilungsschritt in der Embryosackmutterzelle ist die Anzahl der Chromosomen nur halb so gross wie in den Kernen im Nucellus, und dieselbe reducirte Zahl wird auch beim zweiten Theilungsschritt, sowie bei der ersten Kerntheilung im Embryosack gefunden.

Die erste Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle ist heterotypisch und stimmt mit der ersten Kerntheilung in der Pollenmutterzelle von *Larix* genau überein.

Die Kerntheilung des zweiten Theilungsschrittes ist homöotypisch.

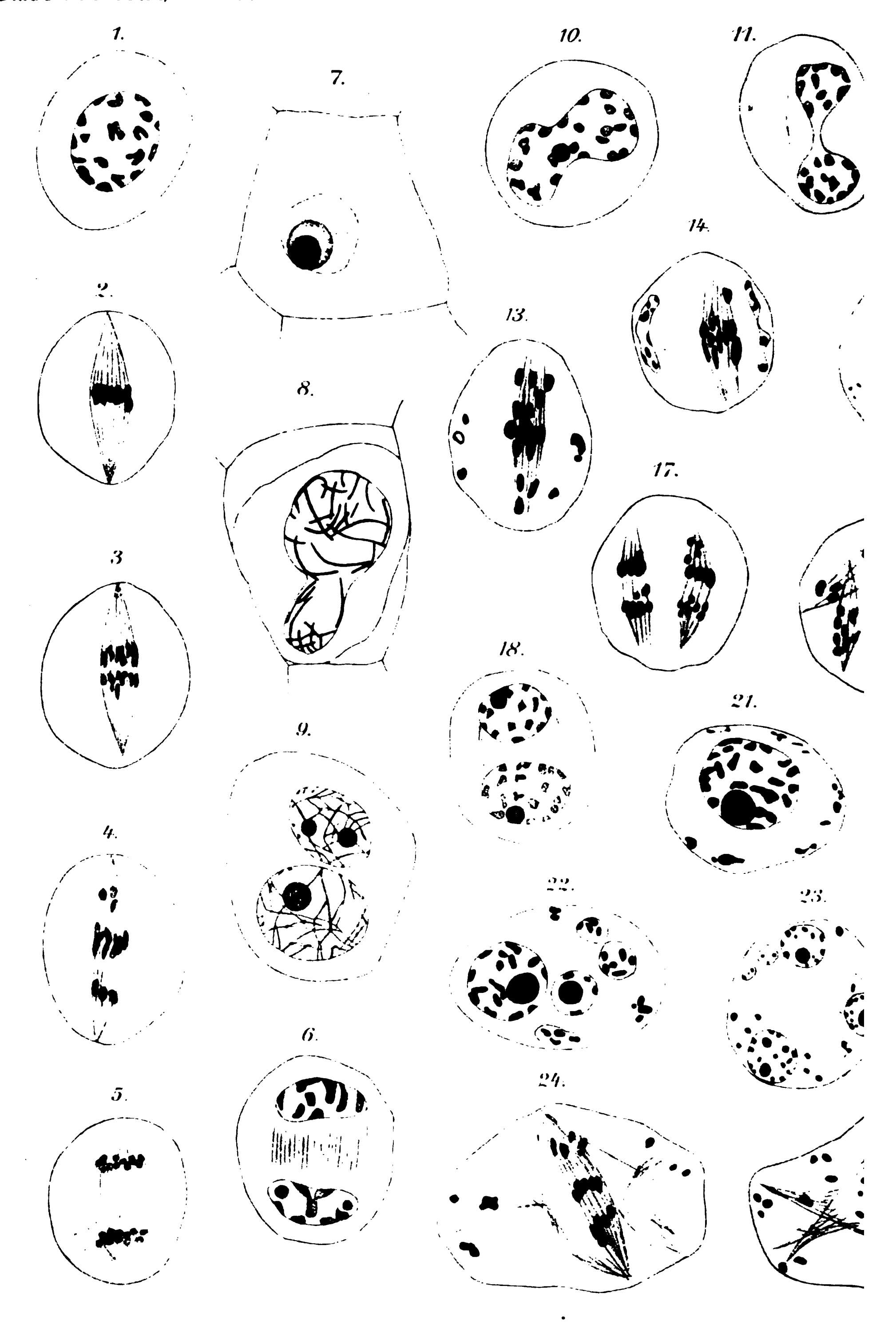
Die erste Kerntheilung im Embryosacke ist typisch, mit den vegetativen Kerntheilungen übereinstimmend (von der Chromosomenzahl abgesehen). Von den beiden vorigen Theilungen unterscheidet sie sich auch dadurch, dass sie von keiner Zelltheilung begleitet ist.

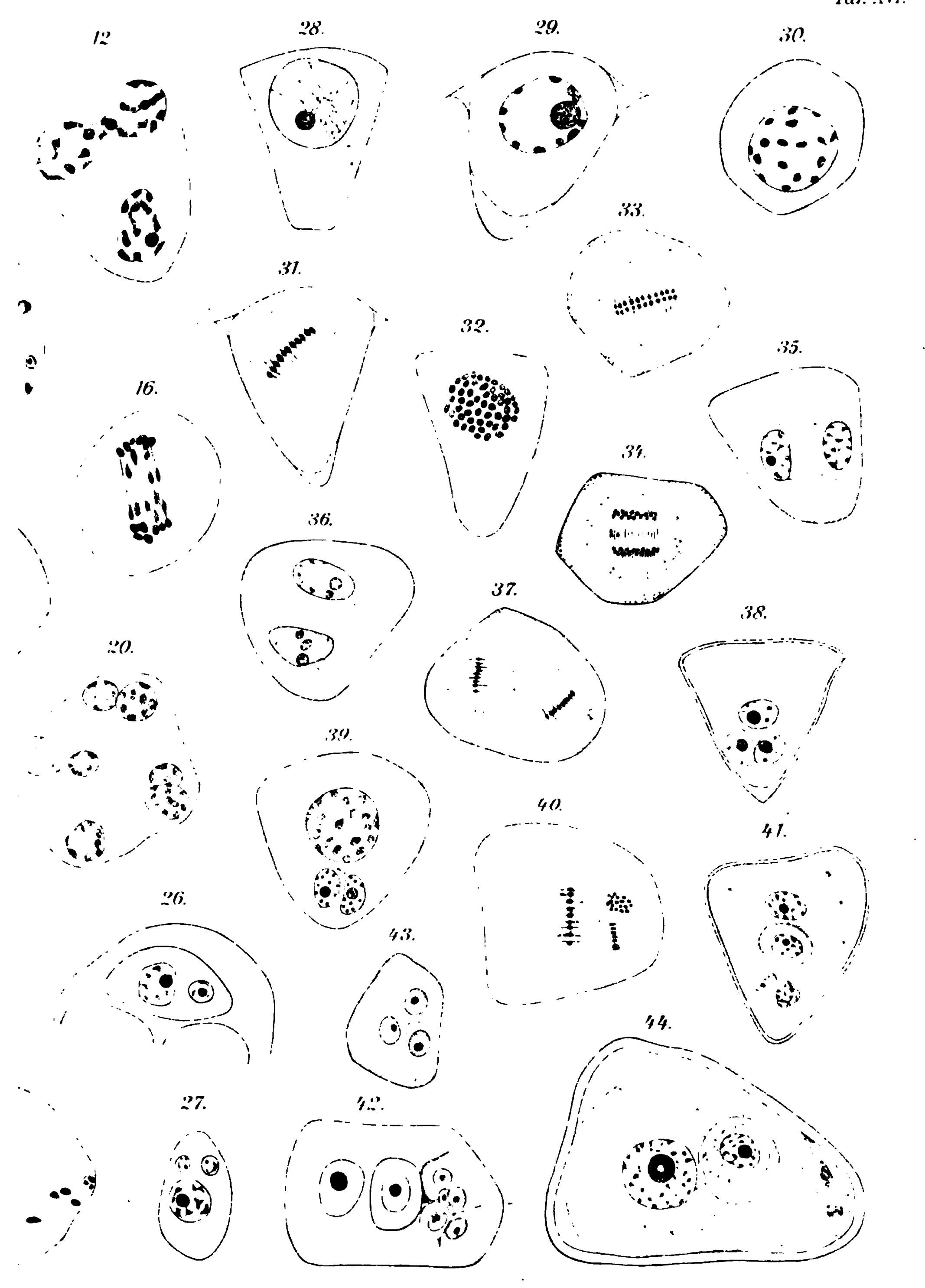
Ich ziehe hieraus den Schluss, dass die Embryosackmutterzelle von *Larix* einer Sporen- oder Pollenmutterzelle homolog ist, und dass die beiden Zelltheilungen, durch welche der Embryosack und seine drei Schwesterzellen erzeugt werden, eine wirkliche Tetradentheilung darstellen.

II. Die Tetradentheilung bei einer hybriden Pflanze.

(Hierzu Taf. XVI, Fig. 1—27.)

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass die Bastarde im Allgemeinen steril sind. Warum sie es sind, das wissen wir dagegen nicht. Wären sie immer vollständig steril, so könnte man sich mit einer idealen Erklärung begnügen und sagen, es sei ein Naturgesetz, dass diese illegitimen Geschöpfe nur eine vegetative Existenz führen können und der Fortpflanzung unfähig sind. Aber so leicht lässt sich die Sache nicht abfertigen. Denn die hybriden Phanerogamen sind nicht absolut steril, es giebt solche, die unter Umständen Samen erzeugen können. Es hat daher vielmehr den Anschein, als ob die Function der Fortpflanzung bei den Hybriden nicht unterdrückt sei, aber auf gewisse Hindernisse stosse, welche zuweilen überwunden werden können. Es stellt sich dann die Frage, welche jene Hindernisse sind, und an welchen Stufen der


1.
7.
10.
11.
14.
2.
13.
8.
17.
3
18.
21.
9.
4.
22.
23.
6.
24.
5.


12
28.
29.
30.
33.
31.
32.
35.
16.
34.
36.
37.
38.
20.
39.
40.
41.
26.
43.
44.
27.
42.

Entwickelung sie auftreten. Es ist nämlich auch in Betracht zu ziehen, dass die Fortpflanzung der Phanerogamen kein einfacher Zeugungsact ist, sondern eine ganze Reihe von verschiedenen Vorgängen umfasst (Pollenbildung, Embryosackbildung, Bildung des Eies und der männlichen generativen Zellen).

Schlechte Pollenbildung ist eine bei hybriden Phanerogamen so häufige Erscheinung, dass dies oft als ein Kriterium der Hybridität angewendet wird. Offenbar ist also die Pollenbildung ein Fortpflanzungsact, der bei den Hybriden mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Die Umstände, welche eine regelmässige Pollenbildung verhindern, können wohl nur darin bestehen, dass die Zellen der Bastarde anders gebaut sind als diejenigen der reinen Arten, so dass die Pollenmutterzellen und dann die von ihnen erzeugten Pollenkörner einen Bau bekommen, der die letzteren zu ihrer Function unfähig macht. Es ist möglich, dass diese Verschiedenheit in der Constitution des Plasmas liegt und sich der directen Beobachtung entzieht, aber es könnte auch sein, dass eine sichtbare Verschiedenheit vorhanden wäre. Der abweichende Bau der hybriden Zellen verhindert dieselben nicht gewöhnliche Kern- und Zelltheilungen auszuführen, aber die zur Pollenbildung führenden Theilungsschritte der Tetradentheilung sind von einer besonderen Natur, wahrscheinlich complicirter als gewöhnliche Theilungen, und vielleicht treten hier die Hindernisse auf, indem der Bau der hybriden Zelle die regelrechte Ausführung dieser Theilungen unmöglich macht. Wenn diese Vermuthung zutreffend wäre, so würde es sich vielleicht zeigen, dass gerade die Kerntheilungsvorgänge der Tetradentheilung in abweichender Weise verlaufen, und durch solche Abweichungen könnte vielleicht der abweichende Bau des hybriden Plasmas aufgeklärt werden. Solche Erwägungen gaben mir die Veranlassung, eine Untersuchung über die Tetradentheilung in den Pollenmutterzellen einer hybriden Pflanze vorzunehmen.

Zu dieser Untersuchung wählte ich *Syringa rothomagensis*, welche als Bastard von *S. vulgaris* und *S. persica* allgemein angesehen wird. Nicht nur die Pollenbildung des Bastardes, sondern auch diejenige der beiden elterlichen Arten sollte studirt werden, um durch einen Vergleich mit diesen die etwaigen Abweichungen des Bastardes vom normalen Vorgang der Tetradentheilung zu constatiren. Ich fixirte junge Blüthen aller drei Arten auf successiven Entwickelungsstadien in Flemming'scher Flüssigkeit und

bettete sie in Paraffin ein. Als die Fliederarten blühten, nahm ich eine Prüfung ihres Pollengehaltes vor. Es zeigte sich, dass bei *S. rothomagensis* die Pollenkörner zum allergrössten Theil geschrumpft und untauglich waren. Pollenkörner von normalem Aussehen kamen sehr spärlich vor. Zu meiner Ueberraschung fand ich indessen, dass auch die beiden anderen Arten einen nicht unbedeutenden Procentsatz von schlechtem Pollen enthielten. Bei *S. vulgaris* zeigten sich nur ungefähr 50 % der Pollenkörner völlig normal und von der typischen Grösse. Ein Theil der übrigen Körner waren kleiner, jedoch vielleicht functionsfähig, aber der übrige Theil bestand aus untauglichen Körnern. Noch schlimmer standen die Verhältnisse bei *S. persica.* Hier waren normale Pollenkörner geradezu spärlich.

Es zeigte sich also, dass die gewählten Arten für die geplante Untersuchung nicht besonders gut geeignet waren. Auf die Untersuchung von *S. persica* verzichtete ich gänzlich, weil diese Art fast denselben Grad von Sterilität besass, wie der Bastard. *S. vulgaris*, welche wenigstens 50 % normale Pollenkörner erzeugte, könnte jedoch zu einer vergleichenden Untersuchung benutzt werden. Es war nämlich zu vermuthen, dass ungefähr die halbe Anzahl der Pollenmutterzellen eine normale Tetradentheilung hier ausführen, und wenn nur diese normalen Theilungen von den abweichenden deutlich zu unterscheiden wären, so wäre ja ein Vergleich mit dem Bastarde ausführbar. Die Vermuthung wurde durch die Untersuchung bestätigt, und ich werde jetzt die Resultate derselben mittheilen.

In einer sehr jungen Anthere von *S. rothomagensis*, deren Tapetenzellen noch einkernig und nicht besonders differenzirt sind, sind die Pollenmutterzellen sowie ihre Kerne noch von mässiger Grösse, und das Chromatin hat noch eine körnige Structur. In diesem Entwickelungsstadium sind alle Pollenmutterzellen regelmässig und gleich kräftig entwickelt, Störungen sind noch nicht eingetreten. Aber später, nachdem die Tapetenzellen deutlich differenzirt und vierkernig geworden und erheblich grösser als die Kerne der Pollenmutterzellen geworden sind, und ein dünner, homogener Kernfaden sich in ihnen ausgebildet hat (wie in Fig. 9), zeigt es sich, dass nicht wenige der Pollenmutterzellen sich zu Kugeln zusammengezogen haben, welche weit kleiner sind, als ihre Zellräume (Fig. 7). Das Cytoplasma ist stark verdichtet, der Kern zeigt einen Nucleolus in einer sonst homogenen Kernsubstanz. Ich kann diese Kugeln

nicht lediglich als Artefacte betrachten, denn bei *S. vulgaris* habe ich an dem entsprechenden Entwickelungsstadium keine solchen Gebilde beobachtet. Es sind dies ohne Zweifel früh absterbende Pollenmutterzellen.

Wenn die Pollenmutterzellen bei *S. rothomagensis* sich schon so weit entwickelt haben, dass ihre Kerne einen distincten, aber noch dünnen und Anastomosen bildenden Kernfaden besitzen, findet man hie und da eine, die zwei Kerne von gleicher oder etwas verschiedener Grösse enthält (Fig. 9). Ich glaube nicht, dass diese Zellen von Anfang an zweikernig gewesen sind, denn in dem jüngsten untersuchten Entwickelungsstadium, als die Chromatinsubstanz der Pollenmutterzellen noch körnig ist, konnte ich keine einzige zweikernige Pollenmutterzelle auffinden. Auch kann nicht angenommen werden, dass in diesen zweikernigen Zellen die Tetradentheilung schon angefangen hat, denn der Zustand des Kernfadens zeigt, dass die Kerne noch lange nicht zur Theilung bereit sind. Es muss hier eine Durchschnürung des Kernes auf einer frühen Entwickelungsstufe stattgefunden haben, und ich habe auch in der That in einigen Zellen dieser Antheren Kerne gesehen, welche offenbar im Begriffe stehen, sich durchzuschnüren (Fig. 8).

Ueber das weitere Schicksal der zweikernigen Pollenmutterzellen kann ich nur Vermuthungen aussprechen. Entweder dürfte nur der eine Kern in Tetradentheilung eintreten, und der andere in irgend einer Weise untergehen. Oder vielleicht können beide Kerne sich weiter entwickeln. In diesem Falle würden in einer solchen Zelle zwei Kernspindeln im ersten Theilungsschritt auftreten. Dies habe ich nicht beobachtet, aber ein solcher Fall dürfte wegen der Aehnlichkeit mit dem zweiten Theilungsschritte leicht dem Beobachter entgehen. Im zweiten Theilungsschritt sollte eine solche Zelle vier Kernspindeln enthalten. Solche Fälle habe ich zuweilen beobachtet (Fig. 19), und wahrscheinlich sind dieselben in der jetzt angegebenen Weise zu Stande gekommen.

In der Diakinese sind die Chromosomen beider *Syringa*-Arten sehr kurz und gedrungen (Fig. 1 *S. vulgaris*, Fig. 10, 21 *S. rothomagensis*). Sie sind leider recht klein und ich kann daher nicht sicher angeben, ob sie bei beiden Arten in Bezug auf ihre Form übereinstimmen. Es war mir auch nicht möglich die Chromosomen zu zählen. Ich neige zwar zu der Auffassung, dass die Chromosomen bei *S. rothomagensis* zahlreicher sind als bei *S. vulgaris*, aber ich wage dies nicht zu behaupten.

Im Stadium der ersten [illegible] findet man bei S. [illegible] mutterzellen oft nicht [illegible] bilden, sondern sich nur [illegible] des Kerns durchaus amitotisch [illegible] (Fig. 10). Aber meist [illegible] eine Art achromatische [illegible] Kern darstellend (Fig. [illegible] nicht amitotisch zu nennen. [illegible] Fasern angiebt. Sie [illegible] Theilung und einfacher Durch[illegible]

Die Chromosomen [illegible] dieselbe Form zu behalten. [illegible] Tochterkerne das Aussehen [illegible] (Fig. 18; vergl. hiermit die [illegible] Spaltungszustände dieser Chromosomen [illegible] und es scheint mir daher [illegible] die Chromosomen unverändert [illegible] so dass hierbei die Chrom[illegible] Hälfte, ist wohl fraglich.

Derselbe Vorgang kann [illegible] wiederholen (Fig. 12). Selbstverständlich [illegible] scheiden, ob die erste Kerntheilung [illegible] Karyokinese oder Durchschnürung [illegible] lich kann es jedoch vorkommen [illegible] beide Theilungsschritte in der [illegible] In diesem Falle wird die Chromosomen[illegible] Viertel der ursprünglichen Anzahl [illegible]

Bei *S. vulgaris* habe ich [illegible] Durchschnürungen der Kerne bemerkt [illegible]

In der Mehrzahl der Pollenmutterzellen [illegible] werden dagegen wirkliche mitotische Theilungen [illegible] beurtheilen zu können. [illegible] diese Kerntheilung der Gattung [illegible] typische Kerntheilung eine gewisse [illegible] zeigt die erste Kerntheilung, aber es ist nicht [illegible] die Form der Kernspindeln von den abweichenden [illegible] die regelmässigen [illegible] eine Kernplatte, in der die [illegible] typischen haben eine Ebene gelagert sind (Fig. 2 [illegible] mässig in einer Ebene [illegible] sich die Chromosomen [illegible] verlängern [illegible]

wandern in zwei Gruppen regelmässig gegen die Pole (Fig. 3 und 5). Andere Kernspindeln zeigen dagegen Verhältnisse, die mehr oder weniger an diejenigen von *S. rothomagensis* erinnern; so z. B. die in Fig. 4 abgebildete Kernspindel von *S. vulgaris*.

Bei *S. rothomagensis* kommen typische und regelmässige Kernfiguren beim ersten Theilungsschritt selten vor. Die meisten haben ein ziemlich abweichendes Aussehen. Einige Chromosomen liegen im Aequator der Spindel und bilden hier eine mehr oder weniger ausgeprägte Kernplatte, während andere oft in grosser Zahl über die Kernspindel regellos zerstreut liegen (Fig. 13, 14 und 15). Die letzteren sind kurz und gedrungen und nicht in die Länge gedehnt, wie die Tochterchromosomen einer regelmässigen Metakinese. Dieser Unterschied tritt besonders an solchen Kernfiguren hervor, in denen die am Aequator liegenden Chromosomen in die Metakinese eingetreten sind, während andere an derselben nicht theilnehmen (Fig. 14). Die Chromosomen von diesem Typus scheinen auch zu gross um Tochterchromosomen zu sein. Ich vermuthe daher, dass dieselben bei der Kerntheilung nicht gespalten werden, sondern unverändert in die Tochterkerne gelangen. Weil aber die Theilung der einzelnen Chromosomen als ein Hauptmerkmal der karyokinetischen Kerntheilungen betrachtet werden muss, so können solche Kerntheilungen wie die eben besprochenen kaum als richtige Karyokinesen angesehen werden. Denn einige dieser Chromosomen verhalten sich hier so, wie bei der Durchschnürung eines in der Diakinese sich befindenden Kerns, nur mit dem Unterschied, dass hier Spindelfasern bei ihrem Transport in die Tochterkerne thätig sind.

In den abweichenden Kerntheilungen, die ich jetzt besprechen will, scheint die Abnormität weit mehr an der achromatischen als an der chromatischen Substanz zu liegen. Hie und da in den Antheren von *S. rothomagensis* findet man Pollenmutterzellen von einem etwas abweichendem Aussehen. Sie sind im Allgemeinen recht gross und haben einen im Verhältniss zum Zellraum kleinen Kern. Was am meisten auffällt, ist indessen, dass ihr Cytoplasma sehr faserig und dabei hell und durchsichtig ist. Es scheint fast nur Kinoplasma und sehr wenig Trophoplasma zu enthalten. Wenn solche Zellen eine Kerntheilung ausführen, kommen meist unregelmässige Kernbilder zu Stande. Zuweilen kann eine richtige Kernspindel gebildet werden, und die Unregelmässigkeit zeigt sich nur in dem Auftreten einer Anzahl unregelmässiger,

starker Kinoplasmabündel im Cytoplasma (Fig. 24). Oefters entstehen aber nur völlig abnorme Figuren. Ich verzichte auf eine Beschreibung derselben und verweise nur auf die Abbildung einer solchen (Fig. 25). Es hat in diesen Zellen den Anschein, als ob die richtenden Kräfte, welche bei der Gestaltung der Kernfiguren thätig sind, in Unordnung gerathen seien. Bei der Auflösung der Kernwand scheinen dabei die Chromosomen zum grossen Theil nach verschiedenen Richtungen aus der Kernhöhle hinausgetrieben zu werden und sich im Cytoplasma zu zerstreuen. Diese Gebilde haben mehr als alle übrigen hier erwähnten Abweichungen den Anschein der Monstrosität.

Der zweite Theilungsschritt scheint weit regelmässiger ausgeführt zu werden als der erste. Zwar kommen Durchschnürungen vor (Fig. 12), wie schon erwähnt wurde. Aber im Allgemeinen findet man hier Kernspindeln und diese haben meist ein ziemlich normales Aussehen, indem die Chromosomen regelmässige Kernplatten bilden, und bei der Metakinese in zwei regelmässigen Gruppen gegen die Pole wandern (Fig. 17).

Die Abweichung vom normalen Vorgang der Pollenbildung, welche ich jetzt beschreiben werde, ist sowohl durch ihr häufiges Vorkommen als durch ihre eigenthümliche Art bemerkenswerth, aber dabei ziemlich schwierig zu verstehen. Diese Abweichung besteht im Auftreten des Chromatins im Cytoplasma. In früheren Prophasenstadien habe ich diese Erscheinung nicht beobachtet. Aber in Pollenmutterzellen, deren Kerne sich in der Diakinese befinden, sah ich zuweilen in der Peripherie in der Zelle mehrere, verschieden gestaltete Körperchen, welche in derselben Weise, wie die Chromosomen gefärbt waren (Fig. 21). Während der Kerntheilung ist diese Erscheinung noch häufiger, fast regelmässig, zu beobachten (Fig. 13—15). Die Farbe allein ist zwar kein zuverlässiger Grund zur Annahme, dass die Körperchen aus Chromatin bestehen. Aber andere Gründe kommen noch hinzu. Zuweilen findet man nämlich ein paar solche Körperchen, die von einer Membran umschlossen sind und einem kleinen, verunstalteten Kerne ähnlich sehen (Fig. 14). In der in Fig. 22 abgebildeten Zelle scheinen Uebergänge zwischen solchen Körperchen und wirklichen kleinen Kernen vorhanden zu sein. Hier ist dem Anschein nach ein Kern in mehrere Stücke zerfallen, von denen einige als runde Kerne, andere in unregelmässigen Formen auftreten. Ich vermuthe daher, dass jene Körperchen im peripherischen Cytoplasma auch

in den übrigen Fällen aus Chromatin bestehen. Ihr Auftreten dürfte wenigstens in einigen Fällen dadurch sich erklären lassen, dass der Kern der Zelle sich in einem früheren oder späteren Stadium durchschnürt hat, und dass der eine Schwesterkern dann in Stücke zerfallen ist, welche an die Wand gedrängt werden. Man müsste sonst annehmen, dass Chromosomen aus einem ungetheilten Kern in irgend einer Weise ausgeschieden werden. Ich habe aber nie eine solche Ausscheidung beobachtet.

Auch während des zweiten Theilungsschrittes in der Pollenmutterzelle treten jene Chromatinkörperchen im peripherischen Plasma auf. Nach Beendigung dieser Kerntheilung erleiden sie dagegen eine Veränderung. Sie werden mehr abgerundet, erscheinen kleiner als vorher und liegen nicht nur an der Peripherie, sondern auch in den inneren Theilen des Cytoplasmas zerstreut (Fig. 23). Sie scheinen dabei kleine Kerne bilden zu können. Aber diese sind offenbar nicht mit den echten Kernen der Tetrade gleichwerthig, denn sie sind nicht wie diese mit Verbindungsspindeln versehen und nehmen also an der an diesem Stadium beginnenden Zellplattenbildungen keinen Antheil.

Bei *S. vulgaris* habe ich auch zuweilen solche Chromatinkörperchen im Cytoplasma beobachtet, aber weit seltener und in weit geringeren Mengen als bei *S. rothomagensis*. Ich bin daher überzeugt, dass auch dies eine Bildungsabweichung ist, welche von der hybriden Natur dieser Art abhängt und zur Sterilität derselben beiträgt.

Die Tetradentheilung bei *S. rothomagensis* kann nach den obigen Angaben sowohl durch Karyokinesen als durch Kerndurchschnürungen ausgeführt werden. In beiden Fällen verhalten sich die Kerne nachher ganz so, wie bei typischen Tetradentheilungen, indem zuerst Verbindungsspindeln, dann Zellplatten und endlich Zellwände zwischen ihnen gebildet werden.

Nicht selten enthalten die durch die Tetradentheilung gebildeten Zellcomplexe mehr als vier Zellen (Fig. 20). Dies ist eine Abweichung, welche nicht nur bei hybriden Formen vorkommt. Wille[1]) erwähnt 17 Arten von Angiospermen, bei welchen er überzählige Tetraden beobachtet hat, unter diesen z. B. *Lonicera*

---

1) Wille, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception. Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. 1886, No. 5.

coerulea, Elatine hexandra, Ampelopsis hederacea, welche wohl als echte Arten gelten müssen. In welcher Weise diese Abweichung bei *Hemerocallis fulva* zu Stande kommt, zeigte zuerst Strasburger[1]) und später ich[2]) durch eine eingehende Untersuchung über die Pollenbildung dieser Pflanze. Die überzähligen Kerne entstehen hier in der Regel bei der Metakinese der ersten Kerntheilung, indem einzelne Chromosomen in der Aequatorialplatte oder in der Nähe davon zurückbleiben und kleine Kerne constituiren, welche dann zuweilen einen zweiten Theilungsschritt ausführen können[3]). Vielleicht kommen Abweichungen dieser Art auch bei *S. rothomagensis* vor, aber im Allgemeinen dürften bei dieser Art die überzähligen Tetraden in anderer Weise entstehen. Ich habe zuweilen Pollenmutterzellen mit vier ziemlich gleichgrossen Kernspindeln gesehen (Fig. 19). Diese haben sich wahrscheinlich aus solchen Pollenmutterzellen entwickelt, deren Kern sich während der Prophase durchgeschnürt hat (vergl. Fig. 8 und 9). Vielleicht können überzählige Tetraden auch aus solchen Pollenmutterzellen entstehen, welche die Kerne bei der Tetradentheilung durchschnüren (Fig. 11 und 12). Weil diese Theilungsweise durchaus abnorm ist, so können vielleicht mehr als zwei Theilungsschritte auftreten, oder die Kerne zerfallen vielleicht bei einer Theilung in mehr als zwei Tochterkerne. Ich habe indessen solche Vorgänge nicht beobachtet.

In den fertig gebildeten und mit ihren inneren Zellwänden versehenen Tetraden fand ich nicht selten Zellen, die einen Kern von normaler Grösse und einen oder ein paar sehr kleine Kerne enthielten (Fig. 26 und 27). Es ist möglich, dass diese dadurch entstanden sind, dass der Kern dieser Zellen sich fragmentirt hat,

---

1) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Archiv mikroskop. Anatomie, Bd. 21, 1882, p. 497.

2) Juel, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897.

3) Fullmer (The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. Botan. Gaz., Bd. 28, 1899) hat meine Resultate im Allgemeinen bestätigt. Aber seiner Vermuthung, dass überzählige Zellen durch einen dritten Theilungsschritt einzelner Kerne in den Tetraden entstehen können, kann ich nicht beipflichten. Seine Fig. 26, Taf. VIII, die er als Beweis dafür anführt, zeigt wohl nur einen Kern, der in seiner Theilung etwas verspätet ist. Ich kann mir übrigens nicht vorstellen, was das für eine Theilung sein sollte, die nach den beiden gewöhnlichen Theilungsschritten in der Pollenmutterzelle hinzukommen würde.

aber ihr Vorhandensein kann auch anders erklärt werden. Ich vermuthe nämlich, dass sie aus den im Cytoplasma auftretenden Chromatinkörpern gebildet sind. Wie oben erwähnt wurde, sind diese Körperchen nach dem zweiten Theilungsschritt noch im Cytoplasma zu finden und bilden zuweilen kleine, kernähnliche Gebilde, welche an der Zellplattenbildung keinen Antheil nehmen, und welche also keine eigenen Zellen constituiren können. Sie müssen daher nach der Zellbildung überschüssige Kerne in den Zellen der Tetrade darstellen und können also den in Fig. 26 und 27 auftretenden kleinen Kernen entsprechen.

Die jetzt besprochenen Unregelmässigkeiten der Tetradentheilung bei *S. rothomagensis* können auf folgende Kategorien vertheilt werden:

A. In früheren Entwickelungsstadien auftretend:
1. Verkümmern der Pollenmutterzellen beim Eintritt des Spiremstadiums (Fig. 7);
2. Durchschnürung des Kernes der Pollenmutterzelle im Spiremstadium (Fig. 8 und 9);

B. Bei der Tetradentheilung auftretend:
3. Durchschnürung der Kerne (Fig. 10—12);
4. Erste Kerntheilung indirect, aber in Bezug auf das Verhalten der Chromosomen abnorm (Fig. 13—16);
5. Achromatische Kernfigur abnorm (Fig. 24 und 25);
6. Ein Theil des Chromatins im Cytoplasma zerstreut (Fig. 13—15, 21—23);

C. An den Tetraden beobachtet:
7. Ueberzählige Tetraden (Fig. 19 und 20). Wahrscheinlich aus 2. hervorgegangen.
8. Ueberschüssige Kerne in den Zellen der Tetrade (Fig. 26 und 27). Wahrscheinlich aus 6. hervorgegangen.

Bei so vielen Arten von Unregelmässigkeiten bei der Tetradentheilung kann es nicht Wunder nehmen, dass *S. rothomagensis* in Bezug auf den Blüthenstaub fast steril ist, besonders da die unter 4. und 6. angeführten Fälle sehr häufig auftreten.

Die Neigung zu directen Kerntheilungen, welche besonders in den Fällen 2. und 3., aber gewissermaassen auch im Fall 4. zum Vorschein kommt, kann vielleicht als eine Entwickelung der Pollen-

mutterzellen in vegetativer Richtung aufgefasst werden. Denn die Tapetenzellen, welche wohl eine Schicht steril und vegetativ gewordener Pollenmutterzellen darstellen, sind vierkernig und werden dies ohne Zweifel durch directe Kerntheilungen, denn ich habe in denselben keine Kernspindeln beobachtet[1]). Man könnte nun annehmen, dass hier die Pollenmutterzellen dem Beispiel der Tapetenzellen gefolgt seien, indem sie die directe Kerntheilungsweise angenommen haben.

Ich will aber einen anderen Erklärungsversuch wagen. Die directen Kerntheilungen des Falles 3. werden von Kernen ausgeführt, die sich, wenigstens dem Anscheine nach, im Diakinesenstadium befinden. Trotzdem werden die Chromosomen hier nicht gespalten, sondern ungetheilt in die Tochterkerne aufgenommen. Ich vermuthe daher, dass die Chromosomen nicht einen solchen Bau besitzen, der zu einer heterotypischen Kerntheilung passt, dass also das Prophasenstadium, in welchem sich der Kern befindet, keine rechte oder normale Diakinese ist. Diese Annahme würde auch erklären, warum im Falle 4., wo gute Kernspindeln entwickelt sind, dennoch mehrere Chromosomen nicht gespalten werden, sondern, wie bei den directen Theilungen, ungetheilt in die Tochterkerne gelangen. Die Hindernisse, die sich einer regelrechten Tetradentheilung entgegenstellen, würden demnach schon in den Prophasen auftreten, als der Kernfaden oder die Segmente desselben für eine heterotypische Theilung geformt werden sollen.

Auch für das Auftreten von Chromatinkörpern ausserhalb des Kernes habe ich einen Erklärungsversuch. Ich will im Voraus hervorheben, dass ich denselben für sehr gewagt halte, aber ich werde ihn doch mittheilen, weil ich voraussehe, dass derselbe ohnehin sich dem Leser aufdrängen wird.

Es sieht nämlich aus, als ob hier eine Entmischung der hybriden und also gemischten Kernsubstanz sich vollziehe. Im Kern der Pollenmutterzelle sind die Chromatinsubstanzen zweier Pflanzenarten zugleich vorhanden, die eine wird nun aus dem Kern entfernt, die andere bleibt im Kern, der also nachher nicht mehr hybrider Natur ist, sondern der einen der beiden elterlichen Arten gehört. Dies setzt indessen die Annahme voraus, dass jedes

---

1) Rosenberg (Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L., Upsala (Diss.) 1899, Fig. 25—29, Taf. I) bildet directe Kerntheilungen in den Tapetenzellen ab.

einzelne Chromosom aus einer ungemischten Chromatinsubstanz bestehe, oder mit anderen Worten, dass die Chromatinsubstanzen der Eltern sich in den Kernen des Bastards nicht mischen, sondern neben einander bestehen bleiben. Allerdings dürften bei Cyclops die väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht verschmelzen, sondern sowohl im Ei, wie in den folgenden Zellgenerationen neben einander erhalten bleiben[1]). Aber ob es sich bei allen Organismen so verhält, bleibt noch zu constatiren. Daher ist die von mir eben angedeutete Erklärung von dem eigenthümlichen extranucleären Auftreten des Chromatins vorläufig mit grosser Vorsicht aufzunehmen.

Aus meiner Untersuchung von der Pollenbildung bei *S. rothomagensis* geht jedenfalls hervor, dass die Sterilität hier durch Abnormitäten der Tetradentheilung hervorgerufen wird. Wahrscheinlich sind die Chromosomen mit irgend einem Fehler behaftet, welcher sie an der Ausführung der heterotypischen Kerntheilung verhindert. Es war mir indessen nicht möglich zu constatiren, ob die Chromosomen in der Pollenmutterzelle von *S. rothomagensis* einen anderen Bau haben als bei *S. vulgaris*. An diesen wenig günstigen Objecten, deren Chromosomen verhältnissmässig klein sind und eine wenig ausgeprägte Gestalt haben, war eine solche Untersuchung nicht ausführbar. Wenn es aber Jemandem gelingt, ein besseres Object ausfindig zu machen, also eine zuverlässig hybride Pflanze, die zugleich grosse, längliche und dabei nicht zu zahlreiche Chromosomen hat, so bin ich überzeugt, dass daran Resultate von grossem theoretischen Interesse zu gewinnen sind. Ich hoffe durch diese Studie für eine solche Untersuchung den Weg einigermaassen gebahnt zu haben.

III. Die Entwickelung der Pollenkörner bei *Carex*.

(Hierzu Taf. XVI, Fig. 28—44).

Es ist ja bei der Pollenbildung der Phanerogamen die Regel, dass jede Pollenmutterzelle vier Pollenkörner liefert; von zufälligen Abweichungen, welche allerdings nicht selten auftreten, sehe ich

---

1) Rückert, Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwickelung des befruchteten *Cyclops*-Eies. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 45, 1895. — Häcker, Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwickelung von *Cyclops*. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 46, 1895.

hier ab. Von jener Regel sind angeblich nur zwei Ausnahmen bekannt, nämlich die Asclepiadaceen und die Cyperaceen, bei welchen die Pollenmutterzellen nur je ein Pollenkorn erzeugen sollen. Bei *Asclepias* konnten nämlich Wille[1]) und Strasburger[2]) keine Tetradentheilung finden, sonden nehmen an, dass die Pollenmutterzellen sich hier selbst zu Pollenkörnern entwickeln. Chauveaud[3]) behauptet dagegen, dass die Pollenmutterzellen bei *Cynanchum* sich theilen. Diese Theilung wird mit reducirter Chromosomenzahl ausgeführt. Die Tochterzellen sollen die Pollenkörner darstellen. Der Verfasser scheint also nur eine Theilung von der Pollenmutterzelle beobachtet su haben. Ein zweiter Theilungsschritt wird nicht erwähnt, und der Verfasser scheint ihn auch nicht zu vermissen. Es ist daher noch fraglich, wie es sich eigentlich mit der Tetradentheilung bei den Asclepiadeen verhält. Bei den Cyperaceen findet dagegen zweifellos eine Tetradentheilung statt, aber trotzdem erzeugt jede Pollenmutterzelle nur ein Pollenkorn.

Elfving[4]) war der erste, der die Pollenentwickelung der Cyperaceen untersuchte. Er beschreibt, wie in den Pollenkörnern von *Heleocharis* der Kern durch successive Theilungen in vier Kerne getheilt wird (die Theilungsfolge wird hier unrichtig angegeben), wie dann drei dieser Kerne verkümmern, während der vierte grösser wird und sich in einen vegetativen und einen generativen Kern theilt, welch' letzterer noch vor der Reife in zwei generative Kerne getheilt wird. Alle diese Kerntheilungen betrachtet er als homolog mit den Theilungen im Pollenkorn bei den übrigen Angiospermen. Wille[5]) erkannte dagegen, dass diese Pollenkörner der Anlage nach Pollenmutterzellen entsprechen, sowie dass die beiden ersten Kerntheilungen in denselben die Tetradentheilung darstellen. Er behauptet indessen, dass die vier Kerne der Tetrade später mehr oder weniger vollständig mit einander verschmelzen,

1) Wille, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception. Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. 1886, No. 5, p. 41.

2) Strasburger, Histol. Beitr. II. Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, Jena 1889, p. 80.

3) Chauveaud, De la reproduction chez les Dompte-venin (Diss.), Paris 1892, p. 41 u. f.

4) Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 13, 1879; Fig 82—94, Taf. III.

5) Wille, Om Pollenkornenes Udvikling hos Juncaceer og Cyperaceer. Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. 1896, No. 16.

sodass das reife Pollenkorn wieder nur einen oder zwei Kerne enthält. Diese Ansicht vertheidigt er auch in einer späteren Abhandlung[1]). Strasburger[2]), der auch den Pollen von *Heleocharis* untersuchte, theilt Wille's Ansicht, dass Pollenmutterzellen hier vorliegen, in welchen eine Tetradentheilung ausgeführt wird, aber seine Beschreibung von den nach derselben eintretenden Vorgängen stimmt der Hauptsache nach mit der von Elfving gegebenen überein. Drei Kerne oder Zellen in der Tetrade werden allmählich zerstört und die dadurch einzellig werdende Tetrade entwickelt sich zu einem Pollenkorn, dessen Kern sich in der gewöhnlichen Weise in einen vegetativen und einen generativen Kern theilt.

Seitdem die jetzt referirten Untersuchungen ausgeführt wurden, sind die Untersuchungsmethoden in durchgreifender Weise verbessert worden, so dass jetzt weit genauere und zuverlässigere Resultate gewonnen werden können, als damals. Und weil seit jener Zeit keine neue Publication über die Pollenbildung der Cyperaceen erschienen ist, habe ich eine solche Untersuchung vorgenommen, um die Einzelheiten dieses interessanten Vorganges zu studiren und dadurch unsere Kenntniss von der Tetradentheilung überhaupt zu fördern. Ich habe indessen meine Untersuchung nicht auf die Tetradentheilung beschränkt, sondern habe dieselbe bis zum Reifestadium des Pollenkornes ausgedehnt.

Zum Object wählte ich *Carex acuta*. Männliche Aehren von verschiedenen Entwickelungsstadien wurden von den Spelzen befreit, in Flemming'scher Flüssigkeit fixirt und dann in üblicher Weise eingebettet. Das Object ist sehr empfindlich, weil die Structur des Plasmas in den Pollenmutterzellen ungemein zart ist, so dass Schrumpfungen hier häufiger als sonst vorkommen. Auch ist die Färbung mit Schwierigkeiten verbunden. Durch das andauernde Verweilen in den wässerigen Lösungen wurde die Structur des Plasmas oft zerstört, besonders bei der Eisen-Hämatoxylin-Färbung. Die Flemming'sche Dreifärbung eignete sich daher weniger gut, weil die Gentiana-Farbe nur schwach festgehalten wird. Die besten Bilder bekam ich daher mit einfacher Hämatoxylin-Färbung (Böhmer's Alaun-Hämatoxylin).

Ich machte im Allgemeinen von derselben Anthere sowohl Quer- als Längsschnitte. Die Pollenmutterzellen sind nämlich hier

1) Wille, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner etc. p. 48 u. f.

2) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884, p. 11.

in einer bestimmten Weise orientirt. Am Querschnitte erscheinen sie keilförmig, in einem Kreise geordnet und mit dem spitzen Ende gegen die Mitte gerichtet.

In einer jungen Anthere liegt der ziemlich grosse Kern im äusseren Theil der Zelle. Das Cytoplasma scheint sehr zart und dünnflüssig zu sein und enthält im inneren Theil grosse Vacuolen. Der Kern hat einen Nucleolus und einen sehr dünnen, wenig färbbaren Chromatinfaden, der zum Theil einen dichten Knäuel bildet. Die Zellwand hat noch keinerlei Verdickungen (Fig. 28).

Wenn der Kern ins Stadium der Diakinese eintritt, sammelt sich das Cytoplasma zu einem etwas dichteren Saum um ihn herum. Im Kern liegen jetzt zahlreiche kleine Chromosomen an der Kernwand, und im Kernraum ist eine faserig-flockige Lininsubstanz zu sehen (Fig. 29 und 30). Die Chromosomen bilden kleine, gerundete oder eckige Klumpen. Die ring- oder kreuzförmigen Figuren, welche sonst die Diakinese charakterisiren, werden hier nicht gefunden. Aber die Chromosomen sind auch in der That so klein, dass es sehr schwierig ist, ihre Gestalt genau zu erkennen. In diesem Stadium sind an den Ecken der Pollenmutterzellen Wandverdickungen entwickelt (Fig. 29; diese Verdickungen sind in vielen der folgenden Figuren nicht gezeichnet worden).

Kernspindeln des ersten Theilungsschrittes sind in Fig. 31 bis 34 abgebildet. Um den Kern herum ist das Plasma jetzt noch dichter geworden und bildet einen Hof von undurchsichtigem, körnigem Plasma. Die Längsachse der Kernspindel geht nicht immer in radialer Richtung, sondern kann sehr verschieden orientirt sein. Die Kernfigur hat eine weniger gewöhnliche Form, indem die Bündel der Spindelfasern fast parallel gerichtet sind. Nur die peripherischen convergiren sehr wenig gegen die Längsachse. Die Kernfigur hat also keine Pole, sondern endigt beiderseits in einem breiten Felde. Eine solche Gestalt haben die Kernspindeln bei *Spirogyra* und *Basidiobolus*, aber zuweilen auch bei Phanerogamen, jedoch hier meist in gewissen vegetativen Zellen[1]). Nach Stras-

1) Siehe z. B. Nemeč, Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, Fig. 37, Taf. III. — Ikeno, Note préliminarie sur la formation de la cellule de canal chez le *Cycas revoluta*. The Botan. Magaz, Bd. 10, Tokyo 1896, Fig. 2b, Taf. V. — Rosenberg, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. Upsala 1899 (Diss.), Fig. 13, Taf. I.

burger's[1]) Terminologie sind diese Kernspindeln diarch-apolar zu nennen.

Die kleinen, isodiametrischen Chromosomen sind zu einer sehr regelmässigen Kernplatte geordnet. In der in Fig. 32 in der Polansicht abgebildeten Kernplatte zählte ich ungefähr 52 Chromosomen, also eine für eine heterotypische Kerntheilung ungemein hohe Zahl.

Die Metakinese wird mit grosser Präcision ausgeführt, indem jede Gruppe von Tochterchromosomen in einer Ebene gelagert gegen das Polfeld wandert (Fig. 33 und 34). Nach vollendeter Theilung wird eine Zellplatte angelegt (Fig. 35), aber dann bald wieder resorbirt, sodass die Zelle ungetheilt und zweikernig wird (Fig. 36). Wie früher die Richtung der Kernspindel, so variirt jetzt auch die gegenseitige Lage der Tochterkerne.

Beim zweiten Theilungsschritt liegt jede Kernfigur in einem Hofe von dunklem, körnigem Plasma, aber die Höfe hängen in der Mitte zusammen, so dass sie an den Schnitten eine 8-förmige Figur bilden. Die Kernspindeln sind kleiner als im ersten Theilungsschritt, aber haben vollkommen dieselbe Gestalt (Fig. 37), und die Metakinese verläuft in derselben regelmässigen Weise. Im Diasterstadium sind die Spindelfasern an der Mitte verdickt, und wahrscheinlich wird hier eine Zellplatte gebildet, welche dann wieder aufgelöst wird, wie nach der ersten Theilung.

Die Pollenmutterzelle enthält nach dieser Theilung vier Kerne und entspricht in diesem Stadium einer Tetrade. Die Kerne liegen im inneren Theil der Zelle gehäuft und zwar in der Weise, dass drei Kerne in der inneren Ecke liegen und der vierte ausserhalb derselben, ungefähr mitten im Zellraum (Fig. 38).

Dass die beiden jetzt beschriebenen Kerntheilungen eine Tetradentheilung darstellen, wird wohl niemand bezweifeln. Die Zelle, in welcher sie auftreten, hat ja alle Kennzeichen einer Pollenmutterzelle, auch die charakteristischen Wandverdickungen (vergl. Fig. 29 und 31). Dagegen kann ich nicht behaupten, dass diese Kerntheilungen die cytologischen Merkmale einer Tetradentheilung deutlich erkennen lassen. Die Chromosomen sind nämlich von so unbestimmter Form und so geringer Grösse, dass man an denselben nicht sehen kann, dass die erste Theilung heterotypisch, die zweite homöotypisch ist. Die vegetativen Kernfiguren, die ich

1) Strasburger, Histol. Beitr. VI, p. 124.

bei *Carex acuta* gesehen, haben ungefähr dasselbe Aussehen, nur ist die Kernspindel verhältnissmässig länger, und die Chromosomen scheinen noch kleiner und zahlreicher zu sein. Bei dieser Pflanze scheint also zwischen typischen und atypischen Kerntheilungen kaum ein sichtbarer Unterschied zu bestehen. Dass die wesentliche Verschiedenheit zwischen diesen Kerntheilungsmodi auch hier vorhanden ist, ist wohl nicht zu bezweifeln, aber sie dürfte sich der Beobachtung entziehen.

Nachdem die Tetradentheilung in der jetzt beschriebenen Weise vollzogen ist, beginnt die Entwickelung des Pollenkornes. Dies zeigt sich zuerst dadurch, dass einer der vier Kerne, und zwar der äussere, ungefähr mitten im Zellraum gelegene, wächst, bis er die übrigen an Grösse mehrfach übertrifft. Bald zeigen sich in diesem grossen Kerne die Vorbereitungen zu einer Kerntheilung. Das Prophasenstadium, das der Spindelbildung vorangeht, hat grosse Aehnlichkeit mit der Diakinese der ersten Kerntheilung in der Pollenmutterzelle (Fig. 39). Die drei kleinen Kerne scheinen jetzt gegen einander und gegen den äusseren Zellraum abgegrenzt zu sein, so dass hier jetzt eigentlich drei kleine Zellen vorhanden sind. Die Grenzschichten sind nur plasmatischer Natur, Zellwände sind nicht da.

Die Kernspindel, welche der grosse Kern jetzt bildet, hat dieselbe Form wie die früher auftretenden (Fig. 40). Die Richtung ihrer Längsachse ist überall radiär, so dass von den beiden Kernen, die jetzt erzeugt werden, der eine nach aussen, der andere nach innen zu liegen kommt. Sie sind anfangs gleich gross, aber der äussere beginnt bald zu wachsen, während mit dem inneren eine andere Veränderung vor sich geht. Um diesen Kern sieht man nämlich eine concentrische Zone von dichtem Plasma, welche durch einen hellen Hof vom Kern getrennt ist. Am inneren Rande der dunklen Plasmazone entsteht dann eine scharf gezeichnete, dünne Grenzschicht (Fig. 41). Dies ist eine Art sphärische Zellplatte oder plasmatische Zellwandung. Ob dieselbe sich aus der Zellplatte der letzten Kerntheilung entwickelt hat, oder ob sie um den Kern als Neubildung enstanden ist, muss ich dahingestellt sein lassen. Die kugelförmige Zelle, die in dieser Weise mitten im Pollenkorn gebildet worden ist, stellt die generative Zelle des Pollenkorns dar. In späteren Entwicklungsstadien ist die Trennung zwischen der äusseren und der inneren Zelle noch vollständiger, denn durch die Wasserentziehung zieht die letztere sich in den

Präparaten zusammen, so dass sie durch einen sphärischen Spalt vom Cytoplasma der äusseren Zelle getrennt wird (Fig. 44).

Ich kehre jetzt zu den kleinen Zellen in der Tetrade zurück. Diese verbleiben an demselben Platz, wo wir sie verlassen haben, in der inneren Ecke der Mutterzelle. Wenn der grosse Kern in die Prophase eintritt, wird auch eine ähnliche Differenzirung in den kleinen Kernen sichtbar, und gleichzeitig mit dem grossen Kern entwickeln sich auch die drei kleinen zu Kernspindeln. Diese haben dieselbe Gestalt wie die grosse, aber sind winzig klein (Fig. 40). Ihre Längsachsen können verschiedene Richtungen haben. Merkwürdiger Weise findet man in den folgenden Entwicklungsstadien fast überall wieder nur drei kleine Kerne in derselben Lage und von derselben Grösse wie vor der Ausbildung dieser Kernspindeln (Fig. 41). Ich vermuthe daher, dass es bei diesen Kernen im Allgemeinen zu keiner Theilung kommt, sondern dass sie aus dem Spindelstadium wieder ins Ruhestadium zurückkehren, ohne sich getheilt zu haben. Ausnahmsweise müssen doch diese Theilungen ausgeführt werden, denn in einigen Pollenkörnern fand ich in der inneren Ecke eine grössere Anzahl von kleinen Kernen, wie z. B., in dem in Fig. 42 abgebildeten Falle. Die Zahl der Kerne scheint hier sechs gewesen zu sein. Nach dieser wirklichen oder scheinbaren Kerntheilung treten die Wandungen um die kleinen Zellen schärfer hervor als vorher, sie scheinen aber auch jetzt nur aus plasmatischer Substanz zu bestehen. Sie sind besonders deutlich an solchen Schnitten zu sehen, in welchen das innere Ende eines Pollenkorns tangential abgeschnitten ist (Fig. 43).

Ein noch nicht reifes Pollenkorn hat eine mässig dicke Zellwand, welche sich aus der Wand der Pollenmutterzelle entwickelt hat, indem die eckenständigen Wandverdickungen derselben aufgelöst worden sind, und eine gleichmässige Verdickung der Zellwand stattgefunden hat. Im Cytoplasma des Pollenkorns liegt nach aussen der sehr grosse vegetative Kern des Pollenkorns und etwas mehr nach innen die nackte, aber scharf begrenzte, generative Zelle, welche ungefähr so gross ist als der vegetative Kern. In der inneren Ecke liegen die drei kleinen Zellen, flach an die Wand gedrückt. Sie beginnen jetzt offenbar desorganisirt zu werden und werden diffus und intensiv gefärbt (Fig. 44).

In ziemlich reifen Pollenkörnern entstehen im Cytoplasma grosse Safträume. Der grosse Kern und die generative Zelle verändern dabei öfters ihre Stellung und werden jetzt in verschiedenen

Lagen gefunden. Die Reste der drei kleinen Zellen erkennt man nunmehr nur an einer dunkel gefärbten Stelle in der inneren Ecke des Pollenkorns. Die von früheren Verfassern beschriebenen, zufälligen, Wandverdickungen an dieser Stelle habe ich bei der untersuchten Art nicht beobachtet.

Das Pollenkorn der Cyperaceen ist ein höchst eigenthümliches Gebilde und ist schwierig zu definiren. Die Wand, welche es bekleidet, ist diejenige der Pollenmutterzelle, die sich verdickt hat, und der Anlage nach umfasst das Pollenkorn eine ganze Pollentetrade. Doch ist es nur eine Tochterzelle in der Tetrade, die das Pollenkorn bildet, und die Entwicklung dieser Zelle zum Pollenkorn ist vollkommen typisch. Die wesentliche Verschiedenheit von anderen Angiospermen liegt darin, dass in jeder Tetrade nur eine der vier Tochterzellen sich weiter entwickelt, während die drei übrigen verkümmern.

Die Tetradentheilung der Cyperaceen hat daher ein besonderes theoretisches Interesse. Denn dieser Vorgang zeigt eine ausgeprägte Uebereinstimmung einerseits mit der Bildung der Makrosporen bei den heterosporen Filicineen, andererseits mit der Bildung des Embryosackes bei den Phanerogamen, weil auch in diesen beiden Fällen nur eine Zelle in der Tetrade weiter entwickelt wird. Ein Unterschied zeigt sich zwar darin, dass die Schwesterzellen des Cyperaceen-Pollenkorns sich von diesem nur unvollständig trennen und mit demselben innerhalb einer gemeinsamen Wandung liegen bleiben, während die Schwesterzellen jener Makrosporen, bezw. Embryosäcke, sich von denselben durch Zellwände trennen und neben ihnen liegen. Dieser Unterschied ist jedoch von nebensächlicher Natur; der Hauptsache nach sind diese Fälle von Tetradentheilung homolog.

Figuren-Erklärung.

Die Bilder sind bei Anwendung von Seibert's hom. Imm. $^1/_{12}$ und Oc. III mit der Camera gezeichnet worden, und die Vergrösserung ist ungefähr 1350fach. Nur Fig. 18—20, Taf. XV machen eine Ausnahme, indem hier Oc. 0 verwendet wurde, sodass die Vergrösserung in diesen Bildern 530fach ist.

Tafel XV.

Larix sibirica.

Fig. 1. Embryosackmutterzelle aus einer eben aufbrechenden Knospe.

Fig. 2. Etwas ältere Embryosackmutterzelle. Oberhalb des Kerns eine faserige Plasmapartie.

Fig. 3. Kern einer Embryosackmutterzelle mit körnigem Kernfaden.

Fig. 4 und 5. Kerne von Embryosackmutterzellen in der Diakinese. In Fig. 5 sind nur einige der sichtbaren Chromosomen gezeichnet.

Fig. 6. Erster Theilungsschritt in der Embryosackmutterzelle. Kernspindel mit Kernplatte. Neben den Spindelpolen körnige Plasmamassen.

Fig. 7a und b. Erster Theilungsschritt. Kernspindel mit Kernplatte, auf zwei Serienschnitte vertheilt. Körnermassen wie oben.

Fig. 8a und b. Zwei Chromosomen aus einer ebensolchen Kernfigur wie die in Fig. 7 abgebildete.

Fig. 9. Erster Theilungsschritt. Metakinese mit gespaltenen Tochterchromosomen. Körnermassen an den Polen.

Fig. 10. Die Hälfte einer solchen Kernfigur wie die in Fig. 9 abgebildete.

Fig. 11. Erster Theilungsschritt. Schlussstadium der Metakinese, Diaster. Tochterchromosomen in Hälften zerlegt. Die Körnermassen sind noch da.

Fig. 12. Nach dem Abschluss der ersten Kerntheilung. Der basale Tochterkern nebst einem Theil der tonnenförmigen Kernspindel. Unterhalb des Kerns eine körnig-netzige Plasmapartie.

Fig. 13. Embryosackmutterzelle in zwei ungleich grosse Zellen getheilt. Der obere Kern in Ruhe, der untere in der Prophase des zweiten Theilungsschrittes.

Fig. 14. Zweiter Theilungsschritt. In der kleinen Zelle wird die Kernspindel angelegt. In der grossen Zelle ist die Kerntheilung vollendet, und eine Zellplatte ist entwickelt.

Fig. 15. Zweiter Theilungsschritt in der kleineren Zelle. Spindelanlage mit zerstreuten, doppelten Chromosomen (homöotypisch).

Fig. 16. Doppelte Chromosomen aus einer solchen Kernfigur wie die in Fig. 15 abgebildete.

Fig. 17. Erste Kerntheilung im Embryosack (der grossen, basalen Zelle der Tetrade). Kernspindel mit Kernplatte (typischer Kerntheilungsmodus).

Fig. 18. Fertige Tetrade mit den Zellen in einer Reihe. Zuunterst der Embryosack, dessen Wand ein bischen dicker ist als bei den Schwesterzellen.

Fig. 19. Tetrade mit schief gelagerten Schwesterzellen.

Fig. 20. Tetrade, in welcher der Embryosack sich schon weiter entwickelt hat. Erste Kerntheilung ausgeführt, die Zelle bleibt ungetheilt.

Fig. 21. Kerntheilung in einer Zelle im Nucellus. Kernspindel mit Kernplatte.

Tafel XVI.

Fig. 1—6. *Syringa vulgaris.*

Fig. 1. Pollenmutterzelle. Kern im Stadium der Diakinese.

Fig. 2. Pollenmutterzelle. Erste Kerntheilung. Typische Kernspindel mit Kernplatte.

Fig. 3. Erste Kerntheilung Typische Metakinese.

Fig. 4. Erste Kerntheilung. Abweichende Kernfigur mit zum Theil zerstreuten Chromosomen.

Fig. 5. Erste Kerntheilung. Typische Kernfigur am Ende der Metakinese.

Fig. 6. Tochterkerne nach der ersten Kerntheilung.

Fig. 7—27. *Syringa rothomagensis.*

Fig. 7. Pollenmutterzelle, die zur Zeit des Spiremstadiums verkümmert wird.

Fig. 8. Pollenmutterzelle, deren Kern in einem frühen Spiremstadium sich durchschnürt.

Fig. 9. Pollenmutterzelle mit zwei Kernen im Spiremstadium.

Fig. 10. Erste Kerntheilung in der Pollenmutterzelle; Durchschnürung des Kerns im Diakinesenstadium.

Fig. 11. Durchschnürung des Kerns der Pollenmutterzelle mit achromatischer Kernspindel

Fig. 12. Zweiter Theilungsschritt. Kerndurchschnürungen mit achromatischen Kernspindeln.

Fig. 13—15. Erste Kerntheilung. Kernspindel mit zerstreuten und zum Theil sich nicht theilenden Chromosomen. Chromatinkörper im peripherischen Cytoplasma, in Fig. 14 von Membranen umgeben.

Fig. 16. Metakinese einer solchen abweichenden Kernfigur.

Fig. 17. Zweiter Theilungsschritt. Metakinese zweier ziemlich typischen Kernspindeln.

Fig. 18. Nach der ersten Kerntheilung. Tochterkerne anscheinend noch in der Diakinese.

Fig. 19. Zweiter Theilungsschritt. Vier Kernspindeln in einer Pollenmutterzelle.

Fig. 20. Tetrade mit mehreren Kernen, von denen hier 7 zu sehen sind.

Fig 21. Pollenmutterzelle mit Chromatinkörpern im peripherischen Cytoplasma. Kern in der Diakinese.

Fig. 22 Pollenmutterzelle mit einem grösseren und einigen kleinen Kernen, sowie mit Chromatinkörpern im Cytoplasma.

Fig. 23. Nach der zweiten Kerntheilung. Chromatinkörperchen im Cytoplasma zerstreut, zum Theil kleine Kerne bildend.

Fig. 24. Pollenmutterzelle mit zum Theil monströser Entwickelung des Cytoplasmas, jedoch mit einer Kernspindel.

Fig. 25. Pollenmutterzelle mit monströs entwickeltem Kinoplasma. Statt der Kernspindel eine durchaus abnorme Figur.

Fig. 26. Ein Theil einer Pollentetrade. In einer Zelle liegen ein normaler und ein sehr kleiner überschüssiger Kern.

Fig. 27. Eine Zelle einer Pollentetrade mit zwei überschüssigen kleinen Kernen.

Fig. 28—44. *Carex acuta.*

Fig. 28. Ziemlich junge Pollenmutterzelle. Zellkern im sogen. Synapsis-Stadium. Zellwand ohne Verdickungen. Aus einem Querschnitt der Anthere.

Fig. 29. Pollenmutterzelle. Kern in der Diakinese. Zellwand an den Ecken verdickt. Querschnitt.

Fig. 30. Pollenmutterzelle. Kern in der Diakinese. Längsschnitt.

Fig. 31. Erste Kerntheilung in der Pollenmutterzelle. Kernspindel mit Kernplatte. Querschnitt.

Fig. 32 Erste Kerntheilung. Kernplatte in der Polansicht. Querschnitt.

Fig. 33. Erste Kerntheilung. Kernspindel in der Metakinese.

Fig. 34. Erste Kerntheilung. Spätere Phase der Metakinese.

Fig. 35. Abschluss der ersten Kerntheilung. Tochterkerne mit Kernspindel und Zellplattenanlage. Querschnitt.

Fig. 36. Pollenmutterzelle mit zwei Kernen. Längsschnitt.

Fig 37. Zweite Kerntheilung in der Pollenmutterzelle. Längsschnitt.

Fig. 38. Pollenmutterzelle mit einer Tetrade von Kernen. Querschnitt. Der vierte Kern ist nicht sichtbar, er würde bei tieferer Einstellung zwischen den beiden unteren zu sehen sein.

Fig. 39. Beginnende Entwickelung des Pollenkorns. Der grosse primäre Kern des Pollenkorns in einem diakinesenähnlichen Stadium. Querschnitt.

Fig. 40. Theilung des primären Pollenkerns. Kernspindel mit Kernplatte. Auch die drei kleinen Zellkerne bilden Kernspindeln. Längsschnitt.

Fig. 41. Bildung der generativen Zelle (in der Mitte des Pollenkorns). Die drei kleinen Zellen haben sich nicht getheilt. Querschnitt.

Fig. 42. Dasselbe Entwickelungsstadium Die drei kleinen Zellen haben sich hier ausnahmsweise getheilt. Fünf kleine Zellen sichtbar, eine sechste ist wahrscheinlich weggeschnitten. Längsschnitt.

Fig. 43. Die innere Ecke eines Pollenkorns von demselben Entwickelungsstadium wie in Fig. 41 und 42, tangential abgeschnitten. Die drei kleinen Zellen deutlich gegeneinander abgegrenzt.

Fig. 44. Unreifes Pollenkorn mit grossem Zellkern und durch Zusammenziehen in Folge der Entwässerung frei gewordener, aber nackter, generativer Zelle. Die kleinen Zellen dünnhäutig, diffus gefärbt, in Desorganisation gerathen. Zellwand gleichmässig verdickt. Längsschnitt.

Kulturversuche mit Rostpilzen.

IX. Bericht (1900).

Von

H. Klebahn.

Mit 7 Textfiguren.

Der nachfolgende Bericht, der meine im Sommer 1900 ausgeführten Untersuchungen über Rostpilze enthält, schliesst sich inhaltlich eng an die früheren Berichte[1]) an, indem die Versuche entweder Ergänzungen und unmittelbare Fortsetzungen früherer Versuche, oder, soweit sie neue Gegenstände betreffen, doch durch die früheren Untersuchungen gewissermassen nothwendig geworden sind. Bei der von mir bisher inne gehaltenen Art der jährlichen Berichterstattung finden sich die Mittheilungen über die gleichen Objecte meistens über mehrere Berichte vertheilt, was für die Leser etwas unbequem sein mag; ich glaubte dieselbe aber trotzdem beibehalten zu sollen, weil sich der Hauptttheil der Arbeiten, auf einen bestimmten Theil des Jahres zusammengedrängt, jährlich wiederholt und daher auch ein jährlicher Abschluss der Resultate zweckmässig scheint. Mit der Zeit findet sich wohl eine Gelegenheit, die Ergebnisse in ihrer Gesammtheit zusammenzustellen.

Die diesjährigen Versuche brachten mehreres Neue über die *Melampsora*-Arten der Weiden, ausserdem eine neue Beobachtung über *Aecidium Angelicae*. Die Versuche über die Melampsoren der Pappeln, die Aecidien auf *Ribes*, die Puccinien auf *Phalaris* wurden fortgesetzt. Die Kenntniss des *Aecidium elatinum* und der *Thecopsora Padi* konnte nicht so gefördert werden, wie ich es nach den vorjährigen Ergebnissen erwartet hatte.

Beiträge an Pilzmaterial und brieflichen Mittheilungen erhielt ich besonders von Herrn Lehrer O. Jaap in Hamburg, ausserdem

---

1) Bericht I—VII, Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd II—IX, 1892—1899. Bericht VIII, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900. Die eingeklammerten Zahlen in den Citaten beziehen sich auf den Separatabdruck.

von den Herren Prof. Dr. Oltmanns und Hauptlehrer Stierlin in Freiburg i. B., Prof. Dr. R. Wettstein R. v. Westerheim in Wien, Lehrer E. Lemmermann und Dr. W. O. Focke in Bremen, Lehrer W. Krieger in Königstein, Prof. Dr. Ch. B. Plowright in Kings Lynn. Herr Dr. P. Graebner sandte mir aus dem Botanischen Garten in Berlin einige Samenproben von *Epilobium*-Arten.

Platz und Hülfsmittel für die Versuche stellte mir wie bisher Herr Prof. Dr. E. Zacharias im Botanischen Garten zu Hamburg zur Verfügung, und die Gartengehülfen Herr A. Reissner und zum kleinen Theil auch Herr Hildebrandt pflegten die Versuchspflanzen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, den genannten Herren meinen wärmsten Dank auszusprechen.

I. Drei Weidenmelampsoren, die ihr *Caeoma* auf *Ribes*-Arten bilden.

Im vorigen Sommer[1]) war es mir gelungen, von einer auf *Salix viminalis L.* vorkommenden, durch die Bildung ihrer Teleutosporen auf der Oberseite der Blätter mir schon seit längerer Zeit auffälligen[2]) *Melampsora* nachzuweisen, dass sie mit einem *Caeoma* auf *Ribes*-Arten in Verbindung steht, und damit den bereits 1884 von Nielsen und Rostrup[3]) angegebenen, aber nicht genügend genau präcisirten und daher auch bisher unbestätigt gebliebenen Zusammenhang des *Caeoma confluens* (Pers.) Schroet. mit einer Weiden-*Melampsora* gewissermassen neu aufzufinden.

Um den Kreis der Wirthe dieses Pilzes, den ich als *Melampsora Ribesii-Viminalis* bezeichnete, genauer zu bestimmen, habe ich die Versuche im letzten Sommer wiederholt und erweitert. Die Untersuchung anderer *Melampsora*-Formen der Weiden, sowie eines im Freien gefundenen *Caeoma confluens* hat aber zugleich zu dem in Verbindung mit den neueren Erfahrungen allerdings kaum noch überraschenden Resultat geführt, dass es ausser *Mel. Ribesii-Viminalis* noch weitere Weidenmelampsoren giebt, die mit *Caeoma* auf *Ribes*-Arten in Zusammenhang stehen, so dass hier also ein

1) VIII. Bericht, p. 363.
2) VII. Bericht, p. 89 und 97 (13 und 21).
3) Oversigt k. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 1884, p. 13.

Der n[illegible]
geführten [illegible]
haltlich en[illegible]
entweder [illegible]
Versuche, [illegible]
die früher[illegible]
sind. Bei [illegible]
Berichters[illegible]
Objecte [illegible]
Leser etw[illegible]
dem beib[illegible]
auf einen [illegible]
wiederho[illegible]
zweckmä[illegible]
heit, die [illegible]

Die [illegible]
Melamp[illegible]
über *A*[illegible]
der Pap[illegible]
wurden [illegible]
Thecops[illegible]
den vo[illegible]

Be[illegible]
ich be[illegible]

[illegible] L. 20 M. —
[illegible] L. 20.
[illegible] Kirb.? 20. —
[illegible] Wimm. 20. —

---

1) [illegible] Bericht, p. [illegible]
Bericht [illegible]
in den [illegible]

'mithiana Willd.	26. Mai	—	—	—
urita L.	7. Juni	—	—	—
inerea L.	7. „	—	—	—
urpurea × viminalis	7. „	—	—	—

'stehenden Versuche weichen von denen des vorigen
rch ab, dass dieses Mal auf *Salix purpurea* kein Erfolg
'e. Auch im vorigen Jahre war der Erfolg nur sehr
erst nach auffällig langer Zeit ein und führte nicht zur
enbildung. Es kommt hinzu, dass ich im vorigen Jahre
einem Pilzmaterial gearbeitet hatte, welches seinem
nach Caeomasporen der auf *Salix purpurea* lebenden
a enthalten konnte (es stammte von Triglitz, s. d. folg.
Ich muss daher einstweilen die Frage offen lassen,
purpurea von dem vorliegenden Pilze überhaupt be-
len kann. Auf keinen Fall gehört diese Weidenart zu
lichen Wirthen, sondern sie dürfte, wenn überhaupt, nur
h oder nur bei künstlichen Versuchen inficirt werden.
'ersuche mit reinem Material sind erwünscht.

zug auf das Verhalten des Pilzes zu *Salix aurita*, *cinerea*,
und *Smithiana* stimmt die neue Versuchsreihe mit der
iberein. *S. aurita* und *cinerea* gehören also nicht zu den
des Pilzes, was mit Rücksicht auf das zweitnächste Capitel
en ist. Etwas auffällig ist mir der Misserfolg auf der als
iana bezeichneten Weide, da ich einen der *M. Ribesii*-
morphologisch gleichen Pilz auf einer Weide gesehen
: ich für *S. Smithiana* Willd. (*Capraea × viminalis*) halte.
ist also bisher nur *Salix viminalis* mit Sicherheit als
sporenwirth der *Melampsora Ribesii-Viminalis* fest-
t.

merkung: Die in den voraufgehenden und folgenden Ab-
1 erwähnten Weidenexemplare sind zum Theil von mir selbst
elte und im Botanischen Garten aus Stecklingen erzogene,
isseren Theil aber von den Firmen L. Späth-Berlin und
iorge-Flottbek gelieferte Pflanzen. Da die Bestimmung
'eiden schon an ausgewachsenen und blühenden Pflanzen
eicht ist, so könnten in meinen Bestimmungen immerhin
vorhanden sein, namentlich in Bezug auf die Hybriden, ob-
die von der Firma Späth bezogenen von Herrn Prof. Dr.
ne bestimmt sein sollen. Wo ich in Bezug auf die Bestimmung
ken habe, namentlich, wenn das Versuchsresultat dadurch

beeinflusst wird, mache ich besonders darauf aufmerksam. Die Aufnahme einer Anzahl von Hybriden unter die Versuchspflanzen scheint mir nicht ohne Interesse zu sein; nur wäre es zu wünschen, dass man die betreffenden Versuche mit zahlreicheren Exemplaren und namentlich mit zweifellos bestimmten Formen ausführen könnte, womöglich mit solchen, die nachweislich durch Kreuzung entstanden sind. Soweit ich weiss, sind bisher nur wenige Weidenbastarde experimentell erzeugt worden[1]); der Schluss aus den Merkmalen auf hybriden Ursprung dürfte bei stark variirenden Pflanzen, wie die Weiden unzweifelhaft sind, nicht immer zu sicheren Ergebnissen führen.

Ich habe im Voraufgehenden und Folgenden bei den Hybriden die Namen beibehalten, unter denen ich sie erhielt, und stelle daher hier zu den einfachen Namen die mir vorliegenden Angaben über den Ursprung der betreffenden Arten zusammen:

Salix mollissima Ehrh. = *triandra* × *viminalis*, Focke, Pflanzenmischlinge p. 358. — *S. mollissima* Wahlenb. = [*S. rubra* Huds., Koch, Dendrologie, II, p. 551, = *purpurea* × *viminalis*, Focke, p. 364]. — *S. mollissima* Sm. = *S. holosericea* Willd. = *S. cinerea* × *viminalis*, Koch, p. 551 [cfr. Focke, p. 365].

Salix Smithiana Willd. = *Capraea* × *viminalis*, Focke, p. 365.

Salix dasyclados Wimm. nicht aufgeklärt, Focke, p. 366; = *stipularis* Sm. = *longifolia* Host, Koch, p. 547; = *acuminata* Sm., Dippel, Laubholzkunde II, 296; = *Capraea* × *cinerea* × *viminalis*, Buchenau, Flora d. nordwestd. Tiefebene 1894, p. 170.

Salix hippophaëfolia Thuill. = *triandra* × *viminalis*. Focke, p. 358, scheint diesen von Wimmer angegebenen Ursprung nicht für völlig sicher zu halten.

B. *Melampsora Ribesii-Purpureae* nob.

Von der auf *Salix purpurea* L. lebenden *Melampsora*, die ich bisher nicht Gelegenheit hatte, genauer zu untersuchen, erhielt ich im Herbst 1899 reichliches Teleutosporenmaterial durch die Liebenswürdigkeit des Herrn O. Jaap. Dasselbe stammte aus der Gegend von Triglitz in der Prignitz. Es gelang gleich bei den ersten Versuchen, den Caeomawirth aufzufinden.

1) Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge, p. 468.

Aussaat der Sporidien

auf	am	Erfolg
Larix decidua Mill.	5. Mai	— — —
Ribes Grossularia L.	5. „	am 17. Mai Spermogonien, später *Caeoma*.
Larix decidua Mill.	19. „	— — —
Salix purpurea L.	19. „	— — —
Ribes alpinum L.	19. „	am 28. Mai Spermogonien, später *Caeoma*.
„ *nigrum* L.	29. „	— — —
„ *rubrum* L.	29. „	— — —
„ ***sanguineum*** Pursh	29. „	am 6. Juni Spermogonien.
„ *aureum* Pursh	29. „	— — —

Demnach bildet also auch die *Melampsora* auf *Salix purpurea* ihr *Caeoma* auf *Ribes*-Arten, und zwar sicher auf *Ribes Grossularia* und *R. alpinum*; auch *R. sanguineum* wird inficirt. Was die drei anderen *Ribes*-Arten betrifft, die immun blieben, so kann ich die Versuche nicht als entscheidend ansehen, da bei einer frühzeitigeren Aussaat wahrscheinlich ein günstigerer Erfolg erzielt worden wäre. Diese Versuche sind also künftig zu wiederholen.

Den Rückinfectionsversuchen musste namentlich die Aufgabe zufallen, das Verhalten des Pilzes zu den im vorigen und im folgenden Abschnitte besprochenen Pilzen festzustellen. Die Versuche sind folgende:

Aussaat des *Caeoma* von *Ribes Grossularia*

auf	am	Erfolg
Salix purpurea L.	29. Mai	Uredo am 6. Juni.
„ *viminalis* L. 1	29. „	— — —
„ *viminalis* L. 2	29. „	— — —
„ ***mollissima*** Ehrh. (?)	29. „	Uredo am 16. Juni, anfangs spärlich, später reichlicher.
„ *purpurea* × *viminalis*	29. „	— — —
„ *aurita* L.	7. Juni	— — —
„ *cinerea* L.	7. „	— — —

Der vorliegende Pilz bildet seine Uredosporen also ausser auf *Salix purpurea* auch auf der hier als *S. mollissima* bezeichneten Weide. Ob aber die Pflanze *S. mollissima* Ehrh. = *S. amygdalina*

× *viminalis* ist, erscheint mir zweifelhaft. Ich finde in derselben nichts, was an *S. amygdalina* erinnert; dagegen ist der Habitus dem von *S. purpurea* ähnlich. Aber die schmal lanzettlichen Blätter sind nach oben verschmälert (nicht breiter, wie bei *S. purpurea*) und unten in jüngeren Zuständen fein filzig, aber nicht so glänzend, wie bei der jedenfalls nahe stehenden *S. viminalis*. Der Rand ist sehr fein weitläufig gezähnt und kaum umgerollt. Eher möchte ich die Pflanze für *S. mollissima* Wahlenb. = *S. rubra* Huds. = *S.*

Fig. I.

Melampsora Ribesii-Purpureae.

1. Caeomasporen 624/1.
2. Uredosporen 624/1.
3. Uredosporen 354/1.
4. Paraphysen 354/1.
5. Teleutosporen 354/1.
6. Teleutosporen 624/1.

purpurea × *viminalis* halten; dafür würde auch die Empfänglichkeit gegen den *Purpurea*-Pilz sprechen, doch ist sie von der oben als *S. purpurea* × *viminalis* bezeichneten Weide verschieden. Ich werde Genaueres festzustellen suchen [1]).

1) Herr Dr. W. O. Focke in Bremen theilt mir nach Vergleichung eines eingesandten Zweiges mit Exemplaren von *S. mollissima* und *S. purpurea* × *viminalis* mit, dass die Aehnlichkeit mit der letzteren entschieden grösser sei als die mit der ersteren.

Da weder *Salix viminalis* noch *S. aurita* und *cinerea*, die in gut entwickelten Exemplaren zu den Versuchen verwendet wurden, eine Spur von Infection aufwiesen, so erscheint es gerechtfertigt, den vorliegenden Pilz als verschieden von *M. Ribesii-Viminalis* anzusehen. Die Verschiedenheit ist jedoch nicht bloss eine biologische, sondern sie wird durch morphologische Unterschiede verschärft, wie die Vergleichung der nachfolgenden Beschreibung mit der früher von *M. Ribesii-Viminalis* gegebenen[1]) zeigt.

Melampsora Ribesii-Purpureae n. sp.

Caeomalager auf den Blättern verschiedener *Ribes*-Arten (*R. Grossularia* L., *alpinum* L., *sanguineum* Pursh, wahrscheinlich noch anderer) auf beiderseits blassgelb verfärbten Flecken, meist unterseits, einzeln oder in Gruppen, die oft ringförmig sind, von rundem oder länglichem Umriss, 0,5—1,5 mm gross, die benachbarten oft zusammenfliessend, am Rande von den Resten der abgehobenen Epidermis umgeben, orange. Caeomasporen rundlich, meist etwas polygonal, seltener länglich, 15—23 : 12—19 μ (meist 18—20 : 15—18); Membran gegen 3 μ dick, meist mit deutlichen eingezogenen Stellen (Keimporen?), aussen sehr feinwarzig, Warzenabstand kaum 1 μ, Warzenstructur nur in der äussersten Membranschicht entwickelt. Spermogonien wenig kegelförmig hervorragend, mit flachem Hymenium, ca. 180 μ breit, 60—70 μ hoch.

Uredolager meist auf der Unterseite, einzeln auch auf der Oberseite der Blätter von *Salix purpurea* L. (und *S. mollissima* oder *purpurea* × *viminalis*?), zum Theil, namentlich die ersten, ziemlich gross, bis 1,5 mm, die späteren kleiner, auf auffälligen, beiderseits lebhaft gelb gefärbten Flecken, welche grösser sind als die Lager und dieselben, namentlich die grösseren, mit einem breiten Saume umgeben, polsterförmig, am Rande mit Resten der abgehobenen Epidermis, lebhaft orangeroth. Uredosporen meist rundlich, seltener etwas polygonal, 15—23 : 14—19 μ; Membran ziemlich dick, bis 2,5 μ, in der Regel mit eingezogenen Stellen (Keimporen?), aussen entfernt stachelwarzig, ohne glatte Stelle; Warzenabstand 2—2,5 μ. Paraphysen 40—70 μ lang, von mannigfaltiger Gestalt, theils kopfig mit 15—21 μ dickem Kopf und 3—5 μ dickem Stiel, theils breiter oder schmäler keulenförmig, oben 12 bis 15, unten 5—8 μ dick, Membran gleichmässig dick, 1,5—3 μ.

1) VIII. Bericht, p. 367.

Teleutosporenlager auf beiden Blattseiten, in grösserer Menge auf der Unterseite, einzeln und in Gruppen oft über die ganze Fläche vertheilt, von der Epidermis bedeckt, klein, 0,25 bis 0,5 mm, braunschwarz, die der Unterseite matt, die der Oberseite kaum glänzend. Teleutosporen unregelmässig prismatisch, oben und unten abgerundet, 25—35 : 7—10 μ, mit dünner, hellbrauner, gleichmässig dicker (kaum 1 μ) Membran, ohne bemerkbaren Keimporus.

Von den Unterschieden der *M. Ribesii-Purpureae* gegen *M. Ribesii-Viminalis* sind als auffällig hervorzuheben das Vorkommen grösserer Uredolager auf grösseren, lebhaft gelben Blattflecken, die lebhaftere Orangefärbung der Uredosporen und die Ausbildung der Teleutosporenlager auf beiden Blattseiten und unter der Epidermis.

Was die Synonymik betrifft, so ist hier ebensowenig Klarheit zu gewinnen, wie bei den übrigen Weidenmelampsoren. In der Monographie v. Thümen's[1]) wird der auf *Salix purpurea* lebende Pilz als *Mel. epitea* bezeichnet. Dagegen führt De Toni[2]) denselben sammt Pilzen auf *Salix capensis*, *incana*, *repens*, *silesiaca* und *Lapponum* als *Mel. mixta* (Schlecht.) Schroet. an. Oudemans[3]) bezeichnet den Pilz von *Salix purpurea* als *M. mixta* (Lk.) Thüm., obgleich v. Thümen diese Weide nicht unter den Wirthen der *M. mixta* angiebt, sondern nur *S. triandra*, *capensis*, *hastata*, *longifolia* und *pyrolaefolia* nennt. Dass die Diagnosen der älteren Autoren nicht ausreichen, um so mehr, als der vorliegende Pilz überhaupt denen der *Epitea*-Gruppe sehr ähnlich ist, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden. Es ist daher nichts anderes möglich, als den Pilz neu zu benennen (*M. Ribesii-Purpureae* nob.) und *M. mixta* (Schlecht.) Schroet. bezüglich (Lk.) v. Thümen pro parte und *M. epitea* (Kze. et Schm.) Thüm. pro parte als Synonyme dazu zu stellen.

C. *Melampsora Ribesii-Auritae* nom. ad. int.

Auf einer am 24. Mai von der Botanischen Gruppe des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg veranstalteten Excursion fand ich nördlich vom Duvenstedter Brook (etwa eine Meile west-

1) Mittheil. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterreichs, Bd. II, Heft I.

2) Saccardo, Sylloge, Bd. VII.

3) Révision des Champignons des Pays-Bas. Verhand. d. k. Akademie von Wetenschappen te Amsterdam, II. Sectie, Deel II, p. 504.

wärts von der Bahnstation Bargteheide in Holstein) auf einem Busche von *Ribes nigrum* L. eine Anzahl von *Caeoma*-Lagern. Es fiel mir auf, dass *Salix viminalis* nicht in der Nähe war und auch in Folge der Bodenbeschaffenheit in etwas weiterer Entfernung nicht leicht vermuthet werden konnte. Auch *Salix purpurea* war nicht vorhanden. Dagegen standen mehrere Exemplare von *Salix aurita* in unmittelbarer Nähe. Es erschien daher wünschenswerth, das Verhalten dieses *Caeoma*, obgleich die Sporen spärlich waren, durch Versuche zu prüfen.

Aussaat des *Caeoma* am 25. Mai

auf	Erfolg
Salix aurita L.	Uredo am 1. Juni.
„ *viminalis* L.	— — —

Von einer Aussaat auf *Salix purpurea* sah ich ab, da das Material mit den beiden ersten Versuchen verbraucht war.

Der Erfolg bestätigte meine Vermuthung, dass dieses *Caeoma* mit Teleutosporen auf *Salix aurita* in Verbindung stehe. Somit dürfte eine dritte *Melampsora*-Art gefunden sein, die ihr *Caeoma* auf *Ribes*-Arten bildet und von den beiden voraufgehenden verschieden ist. Allerdings muss ich hier den Vorbehalt machen, dass dieses Ergebniss sich durch weitere Versuche bestätigt; denn es wäre ja möglich, wenngleich kaum sehr wahrscheinlich, dass eine zufällig in dem *Caeoma* enthaltene Verunreinigung den Erfolg auf *Salix aurita* herbeigeführt hätte.

Um diese Frage später entscheiden zu können und um zugleich Weiteres über das Verhalten des vorliegenden Pilzes zu erfahren, wurden Uebertragungsversuche mit den erhaltenen Uredosporen angestellt:

Aussaat der Uredo am 8. Juni und später

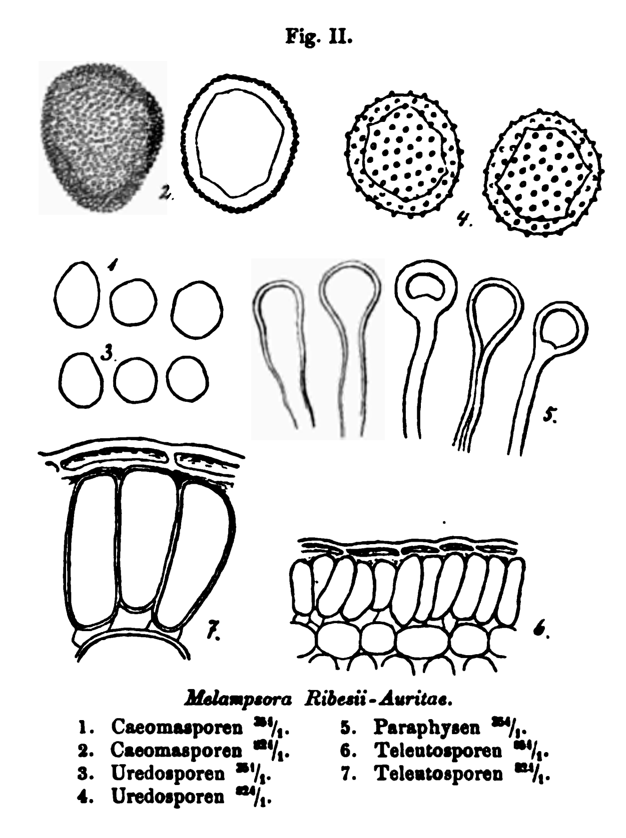
auf	Erfolg
Salix aurita L.	Uredo am 13. Aug.
„ ***cinerea*** L. (?)	Uredo am 13. Aug.
„ ***Capraea*** L.	Uredo am 13. Aug.
„ *viminalis* L.	— — —
„ *purpurea* L.	— — —

Wegen einer längeren Abwesenheit konnte ich den schon früher eingetretenen Erfolg erst am 13. August feststellen. Die Bestimmung des verwendeten Exemplars von *S. cinerea* ist nicht ganz sicher.

Auf einigen der Versuchspflanzen wurden Teleutosporen erhalten. Diese sollen zur weiteren Verfolgung der Angelegenheit dienen.

Von dem verwendeten und dem erhaltenen Pilze gebe ich im Folgenden die Beschreibung. Es geht daraus hervor, dass diese *Melampsora* in ihren Uredo- und Teleutosporen *Melampsora Larici-epitea*[1]) oder *M. Evonymi-Capraearum*[2]) sehr nahe steht.

Fig. II.



Melampsora Ribesii-Auritae.

1. Caeomasporen $^{354}/_{1}$.
2. Caeomasporen $^{624}/_{1}$.
3. Uredosporen $^{351}/_{1}$.
4. Uredosporen $^{624}/_{1}$.
5. Paraphysen $^{354}/_{1}$.
6. Teleutosporen $^{354}/_{1}$.
7. Teleutosporen $^{624}/_{1}$.

Melampsora Ribesii-Auritae nom. ad int.

Caeomalager auf der Unterseite der Blätter von *Ribes nigrum* L. (und anderen Arten?), einzeln oder in Gruppen auf gelblichen Flecken, die benachbarten oft zusammenfliessend, 0,5 bis 1,5 mm, orange. Caeomasporen meist rund, seltener polygonal, noch seltener länglich, 17—24 : 15—20 μ. Membran bis

1) VII. Bericht, p. 95 (19).

2) VI. Bericht, p. 328 (4).

3 μ dick, meist mit eingezogenen Stellen (Keimporen?), aussen sehr feinwarzig, Warzenabstand kaum 1 μ, Warzenstructur nur in der äussersten Wandschicht entwickelt. Spermogonien flach kegel- oder polsterförmig hervorragend, ca. 150 μ breit, 60 μ hoch.

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Salix aurita* L. und verwandten Formen, lebhaft gelb verfärbte Flecken hervorbringend, klein, 0,5 mm, mitunter bis 1 mm, rund, polsterförmig. Uredosporen vorwiegend rund, selten etwas polygonal, 16—20 : 14—18 μ. Membran ziemlich dick, 3—3,5 μ, mit eingezogenen Stellen (Keimporen?), aussen entfernt stachelwarzig, ohne glatte Stelle, Warzenabstand 2 μ. Paraphysen meist kopfig mit dünnem Stiel, 55—70 μ lang, Kopf 16—24, Stiel 4—7 μ dick, selten keulenförmig, Membran gleichmässig dick, 2,5—4, selten 5 μ.

Teleutosporenlager auf der Unterseite der Blätter, unter der Epidermis gebildet, einzeln und in Gruppen beisammen, mitunter grössere Flecken ziemlich dicht bedeckend, klein, bis 0,5 mm, braun, oberseits Braunfärbung des Blattes veranlassend. Teleutosporen unregelmässig prismatisch, oben und unten abgerundet, 20—30 : 7—11 μ, mit dünner, hellbrauner, gleichmässig dicker (kaum 1 μ) Membran, Keimporus nicht oder kaum bemerkbar.

II. *Melampsora Allii-Fragilis* n. sp.

Ueber Rostpilze auf *Salix fragilis* L. ist bisher wenig bekannt geworden. Nach Schroeter[1]) soll ein nicht genauer beschriebener Pilz von *S. fragilis* das *Caeoma* auf *Galanthus nivalis* hervorbringen. Bei Hamburg habe ich bisher keinen Pilz auf dieser Weidenart gefunden. Bei meinen Aussaatversuchen erhielt ich zweimal einen Erfolg auf *S. fragilis*, nämlich mit *Melampsora Larici-Pentandrae*[2]) und *M. Larici-epitea*[3]), indessen war die Infection beide Male eine so schwache, dass man *Salix fragilis* danach nicht als einen wesentlichen und regelmässigen Wirth dieser Pilze ansehen kann.

Es war mir daher sehr willkommen, von Herrn O. Jaap reichliches, bei Triglitz in der Prignitz gesammeltes Material einer wohlentwickelten *Melampsora* auf *Salix fragilis* zu erhalten, die sich

1) Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur, 71. Jahresber. 1893. Botan Sect., p. 32.
2) VII. Bericht, p. 137 (23).
3) VII. Bericht, p. 90 ff. (17). VIII. Bericht, p. 371.

schon durch ihr makroskopisches Verhalten als eine neue, bisher nicht untersuchte Art zu erkennen gab. Die Teleutosporen keimten nach der Ueberwinterung leicht und reichlich, doch bedurfte es zahlreicher Versuche, bei denen der Kreis der Versuchspflanzen allmählich vergrössert wurde, bevor es gelang, den richtigen Caeomawirth zu finden. Zuerst wurde natürlich das Verhalten zu *Larix* und zu *Galanthus nivalis* geprüft. Die Versuche sind folgende:

Aussaat der Sporidien auf	am	Erfolg
Larix decidua Mill.	4. Mai	— — —
Galanthus nivalis L.	4. „	— — —
Salix fragilis L.	19. „	— — —
Ribes alpinum L.	19. „	— — —
Larix decidua Mill.	19. „	— — —
Ribes Grossularia L.	21. „	— — —
Salix fragilis L.	31. „	— — —
Ribes rubrum L.	31. „	— — —
Evonymus europaea L.	2. Juni	— — —
Abies pectinata DC.	2. „	— — —
Picea excelsa Lk.	2. „	— — —
Mercurialis perennis L.	2. „	— — —
Allium vineale L.[1])	2. „	am 16. Juni Spermogonien, später *Caeoma*.
Aegopodium Podagraria L.	2. „	— — —
Saxifraga granulata L.	2. „	— — —
Orchis latifolia L.	2. „	— — —
Platanthera chlorantha Custer	2. „	— — —
Ligustrum vulgare L.	4. „	— — —
Chelidonium majus L.	4. „	— — —
Allium vineale L.	19. „	am 29. Juni Spermogonien, später *Caeoma*, nur noch auf den Brutzwiebeln.
„ *ascalonicum* L.	21. „	— — —
„ *Moly* L.	21. „	— — —

1) Bei den Versuchen vom 2. und 4. Juni hatte ich, um die Zahl der Versuchspflanzen zu beschränken, auf dieselben Pflanzen gleichzeitig eine Aussaat mit der *Melampsora* von *Salix alba* gemacht (siehe den betr. Abschnitt). Daher ergab der am 16. Juni erzielte Erfolg noch keine genügende Entscheidung.

Allium Porrum L.	21. Juni	— — —
„ *sativum* L.	21. „	am 2. Juli Spermogonien, später *Caeoma*.

Durch diese Versuche ist festgestellt, dass das *Caeoma* der Laucharten, *Caeoma Alliorum* Lk., entweder ganz oder wenigstens zum Theil in den Entwickelungsgang einer *Salix fragilis* bewohnenden *Melampsora* gehört. Vermuthlich werden noch weitere *Allium*-Arten von derselben *Melampsora* inficirt; auf den bei meinen Versuchen erzielten Misserfolg auf *Allium ascalonicum*, *Moly* und *Porrum* ist einstweilen kein Gewicht zu legen, denn erstens stellte ich diese letzten Versuche mit dem spärlich gewordenen Reste meines Pilzmaterials an, und zweitens waren die *Allium*-Arten nicht in allzuguter Verfassung, da ich diese Versuche nicht vorgesehen und daher die Pflanzen, die schon weit entwickelt waren, erst kurz vor der Aussaat in Töpfe umgepflanzt hatte.

Bisher war über den Wirthswechsel des *Caeoma Alliorum* nichts bekannt. Es liegt allerdings eine Notiz von Schroeter[1]) vor, wonach *Caeoma Alliorum* mit *Melampsora populina* (Jacq.) Lév. in Zusammenhang stehen soll, indessen scheint Schroeter selbst seine Beobachtungen nicht für genügend beweiskräftig gehalten zu haben, da er im System das *Caeoma* nicht bei *Melampsora populina* einordnet, sondern es als isolirte Form bestehen lässt. Nachdem jetzt zu *Caeoma Alliorum* Teleutosporen und zu *Melampsora populina* ein *Caeoma* bekannt sind, ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass auch noch ein Wirthswechselverhältniss in dem von Schroeter angegebenen Sinne vorhanden ist. Unmöglich wäre es zwar nicht, und man könnte weiter darauf achten. Es ist zu bedauern, dass Schroeter seine Beobachtungen so ungenügend publicirt hat.

Die erhaltenen Caeomasporen wurden zu folgenden Rückinfectionen benutzt:

Aussaat auf	am	Erfolg
Salix fragilis 1.	2. Juli	— — —
„ *fragilis* 2.	2. „	— — —
„ ***fragilis*** 3.	2. „	Uredo am 13. Aug.
„ *alba* × *fragilis*	4. „	— — —
„ ***fragilis* × *pentandra***	10. „	Uredo am 13. Aug.
„ *fragilis* 4.	10. „	— — —

1) Pilze I in Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien, p. 377.

Auf den zuerst besäten Pflanzen wurde zu den späteren Terminen die Aussaat wiederholt. Der Erfolg war bereits früher eingetreten als am 13. August, wurde aber wegen meiner Abwesenheit erst an diesem Tage festgestellt. Das bei den Aussaaten zur Verfügung stehende *Caeoma*-Material war nicht besonders reichlich gewesen; auch war die Jahreszeit wesentlich später als diejenige, zu welcher im Freien die Sporen von *Caeoma Alliorum* reifen und inficiren. Hierin wird ein Theil der Ursachen zu suchen sein, dass der Erfolg spät, etwas spärlich und nicht auf allen Versuchspflanzen auftrat.

Nach dem 13. August wurden die pilzfrei gebliebenen Pflanzen, sowie zwei weitere Exemplare *Salix fragilis* und ein Exemplar *S. alba* × *fragilis* wiederholt mit den erhaltenen Uredosporen besät. Der Erfolg war, dass vom 12. September an auf drei weiteren Exemplaren von ***Salix fragilis*** Uredolager erzielt wurden und auch auf dem einen Exemplar von ***Salix alba* × *fragilis*** eine Infectionsstelle[1]) auftrat. Die zuerst aufgetauchte Vermuthung, dass meine *Fragilis*-Pflanzen, die nicht alle von demselben Ursprunge waren, verschieden und in Folge dessen theilweise immun seien, war dadurch zurückgewiesen. Ob für den jetzt erzielten besseren Erfolg der Umstand von Bedeutung ist, dass die Impfung mit den Uredosporen ausgeführt wurde, die sich für die spätere Jahreszeit vielleicht besser eignen könnten als die Caeomasporen, mag dahingestellt bleiben. Ende September wurden auch einige Teleutosporenlager erhalten, die im Bau mit denen des Ausgangsmaterials übereinstimmten.

Bei künftigen Versuchen wird das Infectionsvermögen des Pilzes gegen andere Weidenarten, namentlich gegen *Salix pentandra* und *amygdalina* zu prüfen sein.

Die morphologischen Eigenschaften desselben sind im Folgenden zusammengestellt:

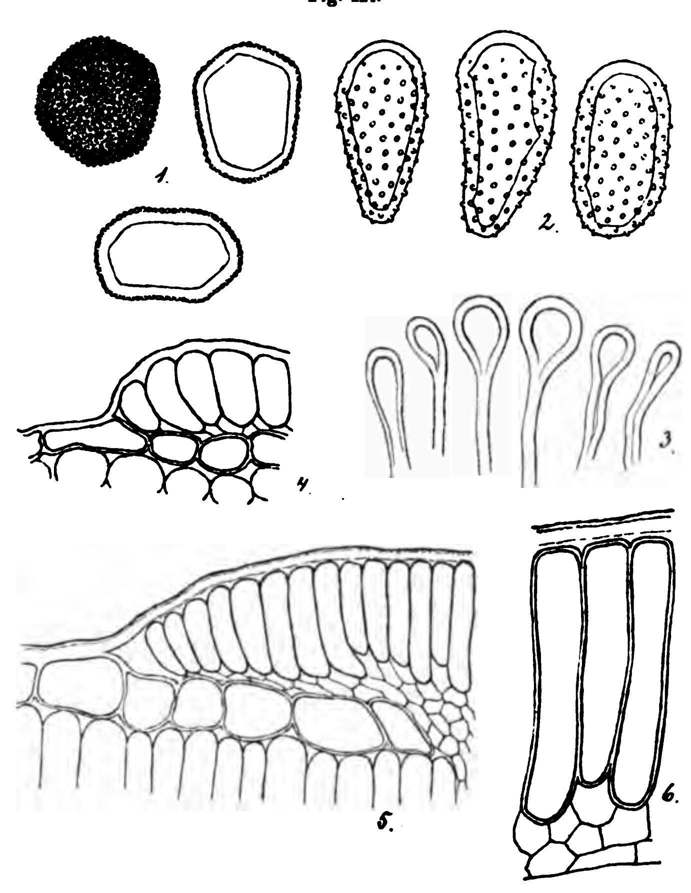
Melampsora Allii-Fragilis n. sp.

Caeomalager auf den Blättern und Stengeln, auch auf den Brutzwiebeln von *Allium*-Arten *(A. vineale* L., *sativum* L.*)*, meist in Gruppen auf etwas verfärbten Flecken, gewöhnlich länglich, der Aderung der befallenen Organe entsprechend, 0,5—1 mm breit, bis 2 mm lang, von den Resten der abgehobenen Epidermis um-

1) Diese konnte allerdings nicht mikroskopisch controlirt werden.

geben, lebhaft orangegelb. Caeomasporen unregelmässig, meist polygonal und dabei annähernd isodiametrisch oder länglich, selten rund, 18—25 : 12—19 μ; Membran 1 bis höchstens 2 μ dick, fein-

Fig. III.



Melampsora Allii-Fragilis.

1. Caeomasporen $^{324}/_{1}$.
2. Uredosporen $^{321}/_{1}$.
3. Paraphysen $^{354}/_{1}$.
4. Teleutosporen von der Blattunterseite $^{354}/_{1}$.
5. Teleutosporen von der Blattoberseite $^{351}/_{1}$.
6. Teleutosporen $^{321}/_{1}$.

warzig mit nur in der äussersten Wandschicht gebildeter Warzenstructur, Warzenabstand 1 μ. Eingezogene Stellen (Keimporen?) undeutlich oder fehlend. Spermogonien unter der Epidermis, wenig polsterförmig hervorragend, mit flachem Hymenium, von blasser Farbe, etwa 200 μ breit.

Uredolager auf der Unterseite, zum Theil auch auf der Oberseite der Blätter von *Salix fragilis* [und *S. fragilis* × *pentandra*[1])], klein, kaum 0,5 mm, rund, am Rande von den Resten der abgehobenen Epidermis umgeben, rothorange, auf der Oberseite der Blätter rothgelbe Flecken erzeugend. **Uredosporen** ausgeprägt länglich, meist am oberen Ende etwas dicker, daher oft länglich-verkehrteiförmig oder fast birnförmig, selten kurz-verkehrteiförmig, 22—33 : 13—15 μ. Membran bis reichlich 3 μ dick, mitunter mit eingezogenen Stellen (Keimporen?), aussen entfernt stachelwarzig, am oberen Ende glatt und zugleich meist ein wenig dünner, Abstand der Stachelwarzen 2—3 μ. **Paraphysen** 50—70 μ lang, meist kopfig mit dünnem Stiel, Dicke des Kopfes 15—20 μ, des Stieles 3—5 μ, mitunter auch keulenförmig mit schmälerem Kopf (10—15 μ) und manchmal etwas dickerem Stiele (bis 7 μ), Membran meist von ziemlich gleichmässiger Stärke, 3—5 μ.

Teleutosporenlager zwischen Epidermis und Cuticula gebildet, vorwiegend auf der Oberseite, weniger reichlich auf der Unterseite der Blätter, in Gruppen und einzeln oft über die ganze Blattfläche zerstreut, polsterförmig hervorragend, 0,25 bis fast 1,5 mm breit, dunkelbraun, namentlich die der Oberseite glänzend. **Teleutosporen** unregelmässig prismatisch, oben und unten abgerundet, auf der Blattoberseite meist länger als auf der Unterseite, 30—48 : 7 — 14 μ; Membran hellbraun, etwa 1 μ dick, ohne Verdickung am Ende und ohne bemerkbaren Keimporus. Sporidien orange.

Wie die vorstehende Beschreibung ergiebt, gehört *Melampsora Allii-Fragilis* zu den schon morphologisch scharf charakterisirten Weidenpilzen. Durch den feineren Bau und die Gestalt der Uredosporen schliesst sie sich eng an *Mel. Larici-Pentandrae*[2]) und *Mel. Amygdalinae*[3]) an und dürfte durch die kleinen Verschiedenheiten in der Gestalt nur schwer von ihnen zu trennen sein. Wohl aber unterscheidet sie sich scharf von beiden durch das Vorkommen der Teleutosporen auf beiden Blattseiten und durch die Ausbildung des Teleutosporenlagers zwischen Epidermis und Cuticula. Durch die letztgenannte Eigenthümlichkeit nähert sie sich

---

1) Die Uredosporen auf *S. fragilis* × *pentandra* waren von demselben Bau wie die auf *S. fragilis*.

2) VI. Bericht, p. 330 (6).

3) VIII. Bericht, p. 355.

Mel. Larici-Capraearum[1]) und *Mel. Ribesii-Viminalis*[2]), während sie das Vorkommen der Teleutosporen auf beiden Blattseiten mit *Mel. Ribesii-Purpureae* gemeinsam hat. An sich sind die Teleutosporen nur durch ihre Grösse bemerkenswerth; sonst haben sie keine auffälligen Kennzeichen.

Was die Synonymik betrifft, so dürften von den älteren Namen *Mel. Vitellinae* (DC.) Thüm. und vielleicht auch *Mel. Castagnei* Thüm. theilweise auf unseren Pilz zu beziehen sein. Eine Identificirung mit einer der früheren Arten ist aber auch hier ausgeschlossen.

Es wird von Interesse sein, festzustellen, ob die nach Schroeter vorhandene, aber einstweilen noch hypothetische und wieder neu aufzusuchende *Mel. Galanthi-Fragilis* der vorliegenden Art morphologisch nahe steht.

Eine *Melampsora* von gleicher morphologischer Beschaffenheit wie *M. Allii-Fragilis* fand ich im August zu Sulzbach bei Apolda auf dem Grundstücke der Mühle. Vom Besitzer wurde mir mitgetheilt, dass daselbst im Frühjahr eine Lauchart in Menge zu finden sei.

Ebenso muss ich eine von Herrn Prof. Magnus am Elbufer zu Herrenkrug bei Magdeburg gesammelte *Melampsora* nach dem Bau der Teleutosporen (Uredo fehlt) hierherstellen.

III. *Melampsora* auf *Salix alba* L.

Die auf *Salix alba* L. vorkommende *Melampsora* ist von den bisher von mir untersuchten Melampsoren der Weiden sowohl morphologisch wie anscheinend auch biologisch verschieden. In der Umgegend von Hamburg habe ich sie bisher nur spärlich und ohne Teleutosporen gefunden, und zwar in der Gegend von Steinbeck. Dagegen erhielt ich schon 1898 und abermals 1899 gut entwickelte Teleutosporen durch Herrn E. Lemmermann, die derselbe in den Wallanlagen zu Bremen gesammelt hatte. Trotzdem das im letzten Herbst erhaltene Material nach der Ueberwinterung gut keimte, ist es mir nicht gelungen, bei meinen Aussaatversuchen einen Erfolg zu erzielen. Bisher wurden Aussaaten auf folgenden Pflanzen gemacht:

1) VI. Bericht, p. 228 (4).

2) VIII. Bericht, p 367.

Salix alba argentea am 18. und 30. Mai, *S. alba vitellina* am 30. Mai.

Larix decidua, 4 mal, am 7., 18. und 19. Mai.

Ribes Grossularia am 7. und 21. Mai, *R. alpinum* am 19. Mai.

Evonymus europaea, *Orchis latifolia*, *Platanthera chlorantha*, *Mercurialis perennis*, *Saxifraga granulata*, *Aegopodium Podagraria*, *Abies pectinata*, *Picea excelsa* am 2. Juni.

Ligustrum vulgare, *Chelidonium majus* am 4. Juni.

Allium vineale am 2. und 19. Juni, *Allium Moly*, *ascalonicum*, *Porrum* und *sativum* am 21. Juni.

Wengleich diese Versuche ohne Ergebniss blieben, so lassen sich doch einige Schlüsse daraus ziehen, nämlich erstens, wegen des dreimaligen Misserfolgs auf *Salix alba*, dass der Pilz heteröcisch ist, und zweitens, wegen des wiederholten Misserfolges auf *Larix* und *Ribes*, dass das *Caeoma* auf Arten dieser beiden Gattungen nicht gebildet wird. Auch der Zusammenhang mit einem *Caeoma* auf *Allium*-Arten ist nicht gerade wahrscheinlich. Im Uebrigen müssten die Versuche wiederholt werden, bevor man mit Sicherheit folgern dürfte, dass diese *Melampsora* auf keinem der erwähnten Caeomawirthe ihr *Caeoma* bildet.

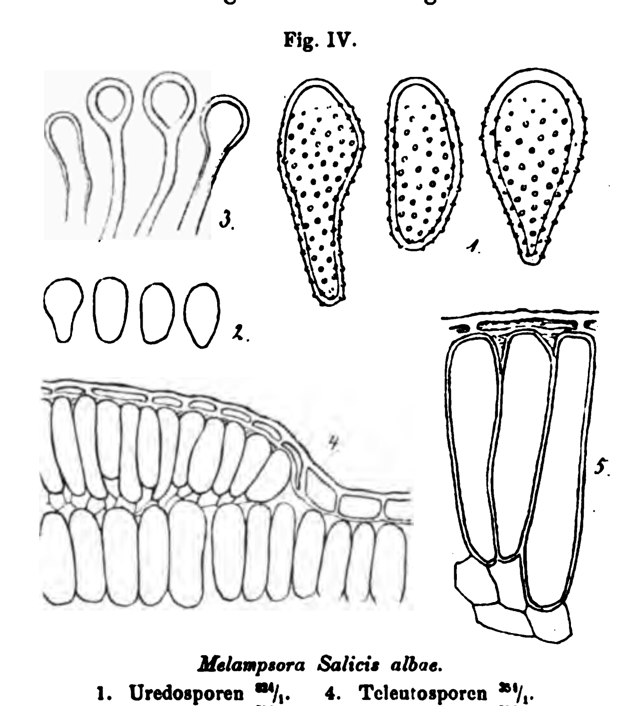
Es muss also weiter nach dem *Caeoma*-Wirthe der *Melampsora* von *Salix alba* gesucht werden.

Indessen scheint es mir auch möglich zu sein, dass dieser Pilz sich ohne Vermittlung des *Caeoma* erhält. Ich verdanke Herrn E. Lemmermann in Bremen zwei Exsiccaten, die dieses Verhalten sehr wahrscheinlich machen. Das eine ist ein am 30. April abgeschnittenes Rindenstückchen von *Salix alba*. Aus einem 5 mm langen Längsspalte brechen grosse Mengen der charakteristischen Uredosporen hervor. Das zweite ist ein dünner, am 14. Mai abgeschnittener Zweig. Auf der Rinde sind einige kleine Uredolager unter Längsspalten vorhanden; an einem der jungen Kurztriebe sind die untersten, kaum 1 cm langen Blättchen und die Achse eben über ihrer Ursprungsstelle dicht mit grossen Uredolagern bedeckt, in denen ebenfalls die charakteristischen Sporen unverkennbar sind. Hieraus muss man wohl schliessen, dass das Mycel in der Rinde überwintern kann; auch dürfte es aus der Rinde in die jungen Triebe hinüberwachsen können. Wenn nun aus diesem Mycel zeitig im Frühjahr Uredolager entstehen, so ist damit eine Infectionsquelle für das neue Laub gegeben. Auf diese Weise würde dieser Pilz also des *Caeomas* entbehren können. Es ist

schon von mehreren heteröcischen Rostpilzen behauptet worden, dass sie sich ohne die eine Generation erhalten könnten, aber nur in wenigen Fällen ist dies mit genügender Evidenz gezeigt worden. Mir scheint daher der vorliegende Fall auf ein gewisses Interesse Anspruch machen zu dürfen.

Hiermit soll aber keineswegs gesagt sein, dass das unbekannte *Caeoma* nicht auch eine grosse Bedeutung für die Erhaltung und

Fig. IV.



Melampsora Salicis albae.

1. Uredosporen $^{824}/_{1}$.
2. Uredosporen $^{354}/_{1}$.
3. Paraphysen $^{354}/_{1}$.
4. Teleutosporen $^{354}/_{1}$.
5. Teleutosporen $^{821}/_{1}$.

Verbreitung des Pilzes habe. Die reichliche Bildung keimfähiger Teleutosporen spricht für die Existenz dieses *Caeomas.*

Da der Pilz auch ohne die Kenntniss seines Caeomawirthes genügend charakterisirt ist, will ich ihn im Folgenden beschreiben. Der gewählte Name mag nach Auffindung des Wirthswechsels in zweckmässiger Weise geändert werden.

Melampsora Salicis albae nom. ad. int.

Caeoma noch unbekannt.

Uredolager im Frühjahr zuerst aus Spalten der Rinde junger Zweige hervorbrechend, hier bis 5 mm lang, dann auch auf Blätt-

chen eben austreibender Knospen, hier dicht gedrängt und gross, bis 2 mm Länge erreichend, im Sommer und Herbst auf den ausgewachsenen Blättern, hier klein, 0,5 mm, kaum polsterförmig, meist auf der Unterseite, selten auf der Oberseite hervorbrechend, schwach verfärbte Flecken erzeugend. Uredosporen aller drei Arten von Lagern gleichartig, ausgeprägt länglich, sehr häufig am oberen Ende dicker und dadurch birn- oder keulenförmig, 20—36 : 11—17 μ; Membran bis 2 μ dick, am oberen Ende glatt, im Uebrigen entfernt stachelwarzig, Abstand der Warzen 2—2,5 μ. Paraphysen meist kopfig mit dünnem Stiel, zum Theil auch mit dickerem Stiel und dadurch keulenförmig, 50—70 μ lang, Kopf 15—20 μ dick, selten unter 15 μ, Stiel 2,5—5, selten bis 10 μ dick, Membran von gleichmässiger Stärke, nicht über 3 μ dick. — In den Uredolagern der Rinde fand ich keine Paraphysen.

Teleutosporenlager unter der Epidermis gebildet, einzeln oder in Gruppen, meist nicht besonders dicht über die Blattspreite vertheilt, auf beiden Seiten, aber etwas reichlicher auf der Oberseite, bei dichter Anhäufung trockene braune Flecken erzeugend, dunkelbraun, wenig glänzend, meist durch die Epidermis rauh und matt erscheinend, grau durchschimmernd. Teleutosporen unregelmässig prismatisch, oben und unten abgerundet, 25—45 : 7—10 μ; Membran dünn, kaum 1 μ, hellbraun, ohne Verdickung, ohne bemerkbaren Keimporus. Sporidien blass.

Nach dem Bau der Uredosporen findet *Mel. Salicis albae* ihren Platz im System in der Nähe von *M. Larici-Pentandrae*[1]), *M. Amygdalinae*[2]) und *M. Allii-Fragilis*. Durch die unter der Epidermis gebildeten Teleutosporen steht sie den beiden ersten, durch das Vorkommen der Teleutosporen auf beiden Blattseiten der dritten Art näher. Charakteristisch gegenüber allen dreien ist die blasse Farbe der Sporidien.

Synonym mit *M. Salicis albae* ist zum Theil der Name *Mel. Vitellinae* (DC.) Thüm., der ausser dem Pilze auf *Salix vitellina* noch solche auf *S. alba fragilis*, *pentandra*, *triandra*, *lucida* etc. bei den verschiedenen Autoren bezeichnet, ferner vielleicht der Name *Mel. epitea* (Kze. et Schm.) Thüm. *Salix alba* findet sich nämlich bei De Toni[3]) als Wirth von *Mel. Vitellinae* und von *Mel.*

1) VI. Bericht, p. 330 (6).
2) VIII Bericht, p. 355.
3) Saccardo, Sylloge Bd. VII.

epitea, bei v. Thümen[1]) und Oudemans[2]) als Wirth von *M. epitea* und nicht von *M. Vitellinae* angegeben, und es kann einstweilen nicht entschieden werden, ob es ausser dem hier beschriebenen Pilze auf dieser Pflanze noch einen solchen vom Typus *Epitea* (mit runden, auf ihrer ganzen Fläche stachelwarzigen Sporen) giebt.

Durch die im Voraufgehenden neu beschriebenen *Melampsora*-Arten der Weiden wird eine Erweiterung des in meinem letzten Bericht aufgestellten Systems erforderlich, die ich kurz andeuten möchte. Man vergleiche die frühere Form.

I. Uredosporen länglich, am oberen Ende glatt.
  A. Teleutosporen unter der Epidermis.
    a) Teleutosporen auf der Blattunterseite.
      α. Autöcisch . . 1. *M. Amygdalinae.*
      β. Heteröcisch . 2. *M. Larici-Pentandrae.*
    b) auf beiden Blattseiten
      3. *M. Salicis albae.*
  B. Zwischen Epidermis und Cuticula, auf beiden Blattseiten
      4. *M Allii-Fragilis.*

II. Rund, ohne glatte Stelle.
  A. Teleutosporen mit oben stark verdickter Membran und auffälligem Keimporus, zwischen Epidermis und Cuticula, auf der Blattoberseite 5. *M. Larici-Capraearum.*
  B. Ohne starke Membranverdickung, Keimporus nicht auffällig.
    a) Teleutosporen zwischen Epidermis und Cuticula, auf der Blattoberseite 6. *M. Ribesii-Viminalis.*
    b) Unter der Epidermis.
      α. Teleutosporen auf beiden Blattseiten
        7. *M. Ribesii-Purpureae.*
      β. nur unterseits.
        1. *Caeoma* auf *Larix*
          8. *M. Larici-epitea,*
          9. *M. Larici-Daphnoidis*
          (wie früher).

---

1) Mitth. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterreichs, Bd. II, Heft I.

2) Révision des Champignons etc. Verhand. der k. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, II. Sect., Deel II, p. 504.

2. *Caeoma* auf *Ribes*
   10. *M. Ribesii-Auritae*[1]).
3. *Caeoma* auf *Evonymus*
   11. *M. Evonymi-Capraearum.*
4. *Caeoma* auf *Saxifraga*
   12. *M. alpina* Juel[2]).
5. *Caeoma* auf Orchidaceen
   13. *M. Orchidi-Repentis* (Plowr.).

IV. Ergänzende Untersuchungen über andere Weidenmelampsoren.

A. *Melampsora Larici-epitea* Kleb.

Während die meisten bisher genauer untersuchten Weidenmelampsoren sich durch die Specialisirung auf einen sehr engen Kreis von Nährpflanzen auszeichnen, nimmt *Melampsora Larici-epitea* im Gegensatze dazu gerade dadurch das Interesse besonders in Anspruch, dass die Zahl ihrer Nährpflanzen eine grosse ist. Aus diesem Grunde aber erscheint es auch wünschenswerth, weitere Versuche mit dieser Art anzustellen, um zu entscheiden, ob Materialien von verschiedenem Ursprunge sich stets gleichartig verhalten, oder ob gewisse Unterschiede zwischen denselben sich bemerkbar machen. Der hier angedeuteten Aufgabe sollten die im Folgenden zusammengestellten Versuche dienen, die mit zwei Materialien von verschiedenen Nährpflanzen und von verschiedenen Standorten ausgeführt wurden.

Zunächst wurde mittels der überwinterten Teleutosporen das *Caeoma* auf *Larix* erzogen (Aussaat 21. und 23. Mai, Erfolg 1. Juni). Mit diesem wurden Aussaaten auf Weiden gemacht. Das Ergebniss ist folgendes:

I. Versuchsreihe.

Aussaat des *Caeoma Laricis* aus Teleutosporen von *Salix viminalis* von Lokstedt bei Hamburg am 6. Juni

auf		Erfolg	
Salix longifolia		—	—
„ *nigricans*		—	—
„ *aurita*	r.	—	—

1) Bestätigung der Existenz dieser Form. (s oben) vorbehalten.

2) Jacky, Berichte d. schweiz. botan. Gesellsch., IX, 1899.

Salix ***cinerea tricolor***		16. Juni,	wenig.
„ *Capraea*	r.	—	—
„ ***aurita × viminalis***		19. Juni,	stark.
„ ***Capraea × viminalis***	r.	13. Aug.,	Spur.
„ *dasyclados*	r.	13. Aug.,	g. Fl.
„ *Smithiana*	r.	—	—
„ ***viminalis***		16. Juni,	stark.
„ *purpurea*		—	—
„ ***purpurea × viminalis***		19. Juni,	wenig.
„ ***daphnoides***		19. Juni,	wenig.
„ ***acutifolia***		19. Juni,	wenig.
„ ***hippophaëfolia*** A.	r.	27. Juni,	stark.
„ *amygdalina × viminalis*		—	—
„ *alba × fragilis*		—	—
„ *fragilis*	r.	—	—
„ *fragilis × pentandra*		13. Aug.,	g. Fl.

r. bedeutet, die Aussaat wurde am 21. Juni wiederholt.
g. Fl. bedeutet gelbe Flecken.

II. Versuchsreihe.

Aussaat des *Caeoma Laricis* aus Teleutosporen von *Salix cinerea* von Steinbek bei Hamburg am 6. Juni

auf		Erfolg	
Salix longifolia	r.	—	—
„ *nigricans*		—	—
„ ***aurita***		16. Juni.	
„ ***cinerea tricolor***		16. Juni.	
„ ***Capraea***		16. Juni.	
„ ***aurita × viminalis***		19. Juni.	
„ ***Capraea × viminalis***	r.	13. Aug.,	wenig.
„ ***dasyclados***	r.	13. Aug.,	Spur.
„ ***Smithiana***		27. Juni.	
„ ***viminalis***		27. Juni.	
„ ***purpurea***		26. Juni,	Spur.
„ *purpurea × viminalis*	r.	eingegangen (Aug.).	
„ ***daphnoides***	r.	13. Aug.,	Spur.
„ ***acutifolia***	*	13. Aug.,	Spur.
„ ***hippophaëfolia*** A.		14. Juni.	
„ *amygdalina × viminalis*		—	—

Salix alba × *fragilis*	r.	—	—
„ *fragilis*	r.	—	—
„ *fragilis* × *pentandra*	r.	—	—

r. bedeutet, die Aussaat wurde am 7. Juli wiederholt.
* bedeutet, die Aussaat fand erst am 7. Juli statt.

Zu den Weidennamen[1]) ist zu bemerken, dass ich die Namen, unter denen ich die Weiden erhielt, beibehalten habe. Die *S. longifolia* ist wohl *S. longifolia* Mühlbg., nicht *S. longifolia* Host; sie hat sehr lange und sehr schmale Blätter (Breite : Länge = 1 : 16—20), die fast kahl und am Rande entfernt und geschweift gesägt sind. In Bezug auf *S. hippophaëfolia* A. und *S. amygdalina* × *viminalis* = *hippophaëfolia* Sp. vergleiche man meine voraufgehenden Berichte[2]).

Ueberblickt man die beiden vorstehenden Versuchsergebnisse, so findet man neben Uebereinstimmungen einige Unterschiede. Zunächst ist als wesentlich hervorzuheben, dass das von *Salix viminalis* stammende Material auch *S. cinerea*, das von *S. cinerea* stammende auch *S. viminalis*, wenngleich etwas später, inficirte. Ferner ist zu beachten, dass mit einer einzigen Ausnahme, die aber wegen des Eingehens der einen Versuchspflanze obendrein unsicher ist, von dem Material von *Salix viminalis* keine Pflanze befallen worden ist, die nicht auch von dem Material von *Salix cinerea* befallen worden wäre. Von den Unterschieden sind die einzig wesentlichen die, dass das von *S. viminalis* stammende Material auf *S. Capraea* und *S. aurita* keinen Erfolg hervorbrachte. Diese Unterschiede könnten sich erklären 1. durch eine Verschiedenheit der Pilzmaterialien in Folge ihres verschiedenen Ursprungs, oder 2. durch die Verschiedenheit der Bedingungen bei den Versuchen, da ich die beiden Pflanzengruppen, um Vermischung der Pilze zu vermeiden, in verschiedenen Gewächshäusern untergebracht hatte, oder 3. durch irgendwelche unbekannte Eigenheiten der verwendeten Versuchspflanze. Bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung möchte ich mich für die erste Annahme einstweilen noch nicht entscheiden, namentlich auch deshalb nicht, weil ein früher geprüftes, von *S. viminalis* stammendes Material *S. Capraea* und *aurita* nicht nur inficirte, sondern es darauf sogar bis zur Teleutosporenbildung brachte[3]).

1) Vergl. die Anmerkung im I. Capitel.
2) VII, p. 90 ff. (14); VIII, p. 354
3) VII Bericht, p 91 (15).

Ich schliesse also vorläufig auf die Identität der beiden Pilzmaterialien, halte aber trotzdem die Wiederholung derartiger Versuche für sehr erwünscht; denn es wäre ja möglich, dass man hinter den Verschiedenheiten, die sich im zeitlichen Auftreten des Erfolges bei der Aussaat zweier Pilze von derselben Art aber von verschiedenem Ursprung auf derselben Nährpflanze, sowie auch in der Menge dieses Erfolges zeigen, doch etwas mehr zu suchen hätte, als zufällige ungünstige Verhältnisse des betreffenden Versuchs. Hierüber wird man aber nur durch häufige Wiederholungen, welche die Störungen des einzelnen Versuchs ausgleichen, zur Klarheit kommen können.

Ein neues Ergebniss der Versuche ist, dass sich *Melampsora Larici-epitea* auf *Salix daphnoides* Vill. und *S. acutifolia* Willd. übertragen lässt. Der Erfolg war allerdings auf beiden Pflanzen nur recht spärlich. Diese Befunde sind aber beachtenswerth mit Rücksicht auf das Verhältniss der im vorigen Jahre von mir unterschiedenen *Mel. Larici-Daphnoidis*[1]) zu *Mel. Larici-epitea.* Der erstgenannte Pilz inficirte ausser *Salix daphnoides* von einer Reihe von Weidenarten nur *S. viminalis*, und zwar nur schwach; der letztgenannte inficirt *S. viminalis* und einige andere Arten stark, ausserdem mehrere Weidenarten, darunter *S. daphnoides*, nur schwach. Es fehlte mir dieses Jahr an Material zu weiteren Versuchen mit *Mel. Larici-Daphnoidis*, die erwünscht sind, um das Verhältniss der beiden Pilze noch genauer festzustellen; denn anscheinend handelt es sich hier um einen sehr interessanten Fall von Specialisirung oder Speciesbildung.

B. *Melampsora Larici-Capraearum* Kleb.

Von Herrn Prof. Dr. Plowright in Kings Lynn (England) erhielt ich einen Pilz auf *Salix Capraea*, der das Aussehen der *Melampsora Larici-Capraearum* hatte. Die Kulturversuche bestätigen dies und ergaben ein mit dem des hiesigen Pilzes übereinstimmendes Verhalten.

Aussaat der Sporidien auf	am	Erfolg
Larix decidua Mill.	2. Mai	Spermogonien am 15. Mai, später reichliches *Caeoma*.

1) VIII. Bericht, p. 356.

Aussaat der Caeomasporen auf

Salix Capraea **L.**	7. Juni	Uredo am 16. Juni.
„ ***aurita*** **L.**	7. „	Uredo am 16. Juni.
„ *cinerea* L. *tricolor*	7. „	— — —
„ *Smithiana* Willd.	7. „	— — —

C. *Melampsora Larici-Pentandrae* Kleb.

Mit *Melampsora Larici-Pentandrae* von Gross-Borstel bei Hamburg wurden die folgenden Versuche ausgeführt:

Aussaat der Sporidien

auf	am	Erfolg
Larix decidua **Mill.**	16. Mai	Spermogonien am 28. Mai, später *Caeoma*.
Salix pentandra L.	16. „	— — —

Aussaat der Caeomasporen auf

Salix pentandra **L.**	5. Juni	Uredo am 13. Juni, reichlich.
„ ***fragilis × pentandra***	5. „	Uredo am 13. Juni, reichlich.
„ *fragilis* L.	5. „	— — —
„ *alba* L.	5. „	— — —
„ *amygdalina* L.	5. „	— — —
„ *amygdalina × viminalis*	5. „	— — —

Der Pilz scheint demnach nur auf *S. pentandra* und dem nahestehenden Bastard *fragilis × pentandra* leicht fortzukommen. Bei einem früheren Versuche[1]) wurde auch *S. fragilis*, aber nur spärlich, inficirt. Die anderen Arten dürften völlig immun sein.

D. *Melampsora Evonymi-Capraearum* Kleb.

Das Material, mit welchem es mir nach vielen vergeblichen voraufgehenden Versuchen im vorigen Jahre[2]) gelang, die Richtigkeit des von Nielsen und Rostrup[3]) angegebenen Wirthswechsels

1) VII. Bericht, p. 137 (23).
2) VIII. Bericht, p. 359 ff.
3) Rostrup, Oversigt k. Danske Vid. Selsk. Forh. 1884, p. 13.

einer Weiden-*Melampsora* mit *Caeoma Evonymi* (Gmel.) Tul. zu bestätigen, stammte aus der Gegend von Steinbek bei Hamburg. Ich habe im Herbst 1899 in der Nähe des Standortes dieses Pilzes abermals verschiedene Materialien auf *Salix aurita* L. und *cinerea* L. eingesammelt und mit dreien derselben am 15., 21. und 23. Mai Aussaaten auf *Evonymus europaea* L. gemacht, ohne einen Erfolg zu erzielen. Das eine Material wurde gleichzeitig auf *Larix decidua* Mill. ausgesät (23. Mai, s. Cap. IV, Abschnitt A) und brachte auf dieser Pflanze reichlichen Erfolg. Es geht hieraus wieder hervor, dass *Melampsora Evonymi-Capraearum* bei uns zu den selteneren Pilzen gehört, und dass man nur in unmittelbarer Nähe *Caeoma*-tragender *Evonymus*-Büsche einige Aussicht hat, dieselbe anzutreffen, während der auf *Salix aurita* und *cinerea* gewöhnlich vorkommende Pilz *Mel. Larici-epitea* ist.

Mittels einer geringen Menge im vorigen Herbst auf *Salix cinerea* erzogener Teleutosporen wurde dagegen ***Evonymus europaea*** L. sehr leicht und reichlich inficirt (Aussaat 26. Mai, erster Erfolg 4. Juni).

Eine Anzahl von Infectionen auf Weiden wurde mit dem *Caeoma* vorgenommen, und zwar mit Material vom Duvenstedter Brook am 26. Mai, mit dem bei dem eben erwähnten Versuche erhaltenen Material am 20. Juni. Die Versuche sind folgende:

Aussaat auf	am	Erfolg
Salix Capraea L.	26. Mai	Uredo am 8. Juni, wenig.
„ ***aurita*** L.	26. „	Uredo am 8. Juni, reichlich.
„ ***cinerea*** L. ***tricolor***	26. „	Uredo am 8. Juni, reichlich.
„ *viminalis* L.	26. „	— — —
„ *purpurea* L	26. „	— — —
„ *aurita* × *viminalis*	20. Juni	— — —
„ *cinerea* × *viminalis*	20. „	— — —

Im vorigen Jahre wurde auch *S. cinerea* × *viminalis* inficirt, allerdings nur spärlich; im Uebrigen stimmen die Resultate überein.

V. Melampsoren der Pappeln.

Die nachfolgenden Versuche wurden unternommen, theils um das gegenseitige Verhältniss der Melampsoren der Pappeln weiter zu prüfen, theils um den Kreis ihrer Wirthe genauer festzustellen.

A. Melampsoren auf *Populus tremula.*

I. Aussaaten mit den Teleutosporen zur Feststellung der Caeomawirthe.

1. Versuche mit einem von Herrn Prof. Dr. Ch. B. Plowright (Kings Lynn) mir übersandten Material, das Plowright vergebens auf *Larix decidua* Mill., *Pinus silvestris* L., *Mercurialis perennis* L. und *Allium ursinum* L. ausgesät hat, auf *Larix*, *Mercurialis* und *Chelidonium majus* L. blieben ohne Erfolg. Die Keimfähigkeit dieses Materials war übrigens sehr mangelhaft (Fundort: South Wootton Heath).

2. Ein Material von Wittenbergen bei Blankenese an der Elbe inficirte nur ***Larix***, nicht *Mercurialis* und *Chelidonium.* Der Erfolg stimmt mit einem früher mit Material vom gleichen Fundorte erhaltenen überein[1]).

3. In der Nähe von Lokstedt bei Hamburg hatte ich 1897 und 1898 Material gesammelt, das sowohl *Larix*, wie *Mercurialis* und *Chelidonium* inficirte[2]). Die diesjährigen Versuche sollten entscheiden, ob das am gleichen Punkte gesammelte Material wieder denselben Erfolg geben würde, und ferner, ob sich alle drei in der Mischung enthaltenen Pilze auf einem und demselben Blatte nachweisen liessen:

Material	Aussaat auf	am	Erfolg
drei Theile desselben Blattes	***Larix decidua*** Mill.	12. Mai	25. Mai.
	Mercurialis perennis L.	12. „	— —
	Chelidonium majus L.	12. „	— —
zahlreiche Blätter	***Larix***	12. „	25. Mai.
	Mercurialis	12. „	— —
	Chelidonium	12. „	25. Mai.
drei Theile desselben Blattes, Teleutosporen vorzüglich keimend.	***Larix***	31. „	8. Juni.
	Mercurialis	31. „	— —
	Chelidonium	31. „	— —
zahlreiche Blätter	*Mercurialis*	1. Juni	— —
	Chelidonium	1. „	13. Juni.

1) VII. Bericht, p. 145 (31).
VII. Bericht, p. 145 (31); VIII. Ber., p. 350.

Hiernach war in diesem Jahre in dem Material die Beimengung von *Melampsora Rostrupii* Wagner entweder gar nicht oder wenigstens auf den Blättern, mit denen *Mercurialis* geimpft wurde, nicht vorhanden. Ein Zusammenvorkommen der *Larix* und der *Chelidonium* inficirenden Teleutosporen auf demselben Blatte, wie ich es früher[1]) für *Melampsora Larici-Tremulae* und *Mel. Rostrupii* nachweisen konnte, liess sich hier bisher nicht feststellen.

4. Die im VIII. Bericht (1899) I, 1—3 besprochenen Versuche wurden wiederholt. Als Ausgangsmaterial dienten *Tremula*-Blätter von der eben erwähnten Stelle bei Lokstedt mit Teleutosporen, die *Larix*, *Mercurialis* und *Chelidonium* inficirten. Aus den erhaltenen Caeomasporen war im Sommer 1899 versucht worden, auf *Populus tremula* die Teleutosporen der drei Pilze rein zu züchten. Mit den so gewonnenen Materialien wurden im Frühjahr 1900 Aussaaten auf die Aecidienwirthe gemacht. Die aus *Caeoma Chelidonii* erhaltenen Teleutosporen inficirten nur *Chelidonium* (Aussaat 26. Mai, Erfolg 8. Juni), die aus *Caeoma Laricis* erhaltenen nur *Larix* (26. Mai — 8. Juni), mittels der aus *Caeoma Mercurialis* gezogenen erhielt ich jedoch ausser dem Erfolge auf *Mercurialis* (26. Mai — 8. Juni) einige Tage später auch einen solchen auf *Larix* (13. Juni).

Dieser Versuch beweist gegenüber allen anderen bisher gewonnenen Ergebnissen natürlich nicht, dass *M. Larici-Tremulae* und *M. Rostrupii* (*M. Mercuriali-Tremulae*) zusammen eine einzige Art bilden, sondern kann wohl nur so gedeutet werden, dass durch irgend einen nicht controllirten Umstand eine Verunreinigung des Materials von *M. Rostrupii* eingetreten war. Ich beabsichtige, den Versuch übrigens noch einmal zu wiederholen.

II. Aussaaten mit Caeomasporen zur Feststellung der Teleutosporenwirthe.

1. *Caeoma* von *Melampsora Larici-Tremulae*

ausgesät auf	am	Erfolg
Populus alba L.	1. Juni	Uredo am 10. Juni.
„ ***tremula***	1. „	Uredo am 8. Juni.
„ *nigra* L.	1. „	— — —
„ *italica* Ludw.	1. „	— — —
„ *canadensis* Mönch	1. „	— — —
„ *balsamifera* L.	1. „	— — —

1) VII. Bericht, p. 145 (31).

2. *Caeoma* von *Melampsora Rostrupii (Mercuriali-Tremulae).*

ausgesät auf	am	Erfolg
Populus alba	4. Juni	Uredo am 12. Juni.
„ ***tremula***	4. „	Uredo am 16. Juni.
„ ***nigra***	4. „	Uredo am 16. Juni, spärlich.
„ *italica*	4. „	— — —
„ ***canadensis***	4. „	Uredo am 19. Juni, spärlich.
„ *balsamifera*	4. „	— — —

3. *Caeoma* von *Melampsora Magnusiana (Chelidonii-Tremulae).*

ausgesät auf	am	Erfolg
Populus alba	9. Juni u. später	Uredo am 5. Juli.
„ ***tremula***	9. „ „ „	Uredo am 5. Juli.
„ ***nigra***	28. „ „ „	Uredo am 14. Aug., ein Lager, ausserdem gelbe Flecken.
„ *italica*	28. „ „ „	gelbe Flecken am 14. Aug.
„ *canadensis*	28. „ „ „	gelbe Flecken am 14. Aug.
„ *balsamifera*	14. „ „ „	— — —

Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass das auf *P. nigra* beim dritten und die auf *Populus nigra* und *canadensis* beim zweiten Versuche erhaltenen Rostlager zu *M. Magnusiana* bezüglich *M. Rostrupii* gehörten. Auf *P. canadensis* wurden beim dritten Versuche auch einige Uredolager erhalten; diese erwiesen sich aber als zu *M. populina* gehörig[1]).

1) Dieses unerwünschte Auftreten von *M. populina* ist interessant für die Frage nach der Verbreitung der Rostpilze durch ihre Sporen. Die Lärche, auf welcher sich das zu *M. populina* gehörige *Caeoma* befand (s. d. folg. Abschnitt), stand bis zum Aufhören der Sporenbildung in einem Zimmer in einem anderen Gebäude des Botanischen Gartens; die mit *M. populina* inficirten Pappeln waren weit entfernt in einem anderen Theile des Gartens untergebracht worden Trotzdem muss in diesem Falle eine Verschleppung von Sporen eingetreten sein. Die Beobachtung mahnt zur kritischen Beurtheilung namentlich solcher Infectionen, bei denen nur einzelne Uredolager auftreten (vergl. auch den in diesem Capitel unter I, 4 erwähnten Versuch). Es sei hier noch bemerkt, dass die mikroskopische Unterscheidung von *M. populina* einerseits und den

Wenngleich von *Mel. Rostrupii* auch *Populus nigra* und *canadensis* (= *monilifera*) inficirt wurden, und ausserdem von *M. Magnusiana* auch *Populus nigra*, so wird man doch nur *Populus tremula* und *P. alba* als eigentliche Wirthe dieser Pilze ansehen dürfen. Auf den anderen Arten blieb die Infection zu spärlich; auch habe ich dieselben im Freien noch nicht inficirt gefunden. Diese Pflanzen sind also zwar nicht unbedingt immun, bleiben aber in der Regel pilzfrei. Vielleicht wird schon *Populus alba* etwas weniger leicht inficirt, als *P. tremula*. Allerdings findet man *P. alba* ja nur in Anlagen und nicht besonders viel, was ein Grund dafür sein mag, dass der Pilz auf derselben nicht so häufig bemerkt wird.

Die Aussaat von *M. Larici-Tremulae* und *M. Magnusiana* auf *Populus nigra* und *canadensis* ist zu wiederholen, da vielleicht doch ein Erfolg oder ein besserer Erfolg zu erzielen wäre; andernfalls läge hier ein interessanter biologischer Unterschied vor. Ebenso ist die Aussaat auf *P. italica* und *balsamifera* mit allen drei Arten zu wiederholen. Die gelben Flecken auf *P. italica* beim dritten Versuche deuten vielleicht auf die Möglichkeit einer Infection hin; auf *P. balsamifera* habe ich bereits im vorigen Jahre mittels *Mel. Rostrupii* einen völlig sicheren Erfolg erzielt[1]), den ich dieses Jahr aber trotz mehrfacher Bemühung nicht wieder hervorrufen konnte (vergl. den folgenden Abschnitt).

B. *Melampsora populina* (Jacq.) Lév.

Die Versuche hatten den Zweck, auch *Melampsora populina* in Bezug auf die im Voraufgehenden erwähnten Teleutosporenwirthe zu prüfen. Als Ausgangsmaterial diente *M. populina* auf *Populus canadensis* von Triglitz in der Prignitz, von Herrn O. Jaap gesammelt[2]). Zunächst wurde das zugehörige *Caeoma Laricis* erzeugt

Melampsoren von *Populus tremula* leicht und völlig sicher ist, während allerdings die auf *M. tremula* lebenden Arten von einander nicht sicher zu unterscheiden sind (cfr. VI. Bericht, p. 16; VII. Bericht, p. 28).

1) VIII. Bericht (1899), p. 352. Man vergl. auch die Resultate von Jacky, Ber. d. schweiz. botan. Gesellsch., IX, 1899.

2) Es mag hier erwähnt sein, dass an der Stelle bei Gross-Borstel, wo ich in den voraufgehenden Jahren die *Melampsora populina* regelmässig in grosser Menge auf *Populus canadensis* gefunden hatte, im letzten Herbst (1899) keine Spur davon aufzutreiben war. Diese Erfahrung spricht dafür, dass auch im Freien das Auftreten dieses Rostes auf einer jedes Jahr neu eintretenden Infection vom *Caeoma* aus beruht, nicht aber auf einem Verbleiben irgend welcher Keime im Inneren der Pflanze oder einer Infection mittels der Sporidien. Man vergleiche hiermit das oben besprochene abweichende Verhalten von *Melampsora Salicis albae*.

(Aussaat 12. Mai, Spermogonien 28. Mai); dann wurden am 5. Juni Aussaaten auf Pappelarten gemacht:

Aussaat auf	Erfolg
Populus alba	— — —
„ *tremula*	— — —
„ ***nigra***	Uredo am 13. Juni.
„ ***italica***	Uredo am 13. Juni.
„ ***canadensis***	Uredo am 16. Juni.
„ *balsamifera*	— — —

Hiermit ist die Uebertragbarkeit des Pilzes auf *Populus italica* neu nachgewiesen. Im vorigen Jahre wurde auch *P. balsamifera* inficirt[1]). Den Grund für das Ausbleiben jedes Erfolges auf *P. balsamifera* in diesem Jahre vermag ich nicht anzugeben[2]).

VI. Kiefernroste.

A. Nadelroste.

Herr Lehrer W. Krieger in Königstein an der Elbe sandte mir am 27. Mai zwei Proben Nadelrost von zwei verschiedenen Standorten mit der Bitte um Bestimmung. Mit denselben wurden die folgenden Versuche ausgeführt:

Aussaat beider Materialien

auf	am	Erfolg	von Material
Alectorolophus minor W. et Gr.	28. Mai	— — —	
Tussilago Farfara L.	30. „	Uredo am 20. Juni	II (u. I?)
Campanula rotundifolia L.	30. „	— — —	
„ *Trachelium* L.	30. „	— — —	
„ *rapunculoides* L.	30. „	— — —	
Sonchus oleraceus L.	30. „	Uredo am 16. Juni	I u. II
Senecio vulgaris L.	30. „	Uredo am 8. Juni	I
Melampyrum pratense L.	14. Juni	Uredo am 26. Juni	II

1) VIII. Bericht (1899), p. 352.

2) Allerdings muss ich bemerken, dass mir zu den voraufgehenden vier Versuchsreihen nur zwei Exemplare von *P. balsamifera* zur Verfügung standen, während ich von den anderen Arten zu jedem Versuch ein besonderes Exemplar verwenden konnte; doch kann dies schwerlich die alleinige Ursache sein.

Aussaat der Uredosporen

von	auf	am	
Uredo Senecionis	*Tussilago Farfara*	19. Juni	ohne Erfolg.
Uredo Sonchi	*Tussilago Farfara*	19. „	
Uredo Sonchi	*Senecio vulgaris*	20. „	

Das Ergebniss dieser Versuche, die an sich nichts Neues bieten, ist aus zwei Gründen von Interesse. Erstens liefern die Versuche ein weiteres Beispiel für das Zusammenvorkommen naheverwandter und doch biologisch verschiedener Rostpilze an demselben Standorte. Zweitens bringt der eine Versuch den Beweis, dass die Aecidiosporen 19—20 Tage nach dem Einsammeln noch ihre volle Keimkraft besitzen. Die Kiefernnadeln mit den Aecidien waren nach der Ausführung der Versuche vom 30. Mai ohne besondere Sorgfalt in Papier trocken aufgehoben worden; der am 26. Juni auf *Melampyrum* eintretende Erfolg war ein sehr reichlicher.

B. Rindenroste.

Da ich im vorigen Jahre *Ochropsora Sorbi* auf Pflanzen von *Sorbus aucuparia* L. erhalten hatte, die zuerst mit *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb. und später mit *Aecidium elatinum* Alb. et Schwein. besät worden waren[1]), so musste die Aussaat des *Peridermium Pini* vom gleichen Standorte wiederholt werden. Ich erhielt das erforderliche Material durch die Freundlichkeit des Herrn W. Krieger in Königstein. Ich benutzte dann die Gelegenheit, um mit diesem Material und einem in der Hake bei Harburg gesammelten eine Reihe von weiteren Aussaaten zu versuchen, erzielte aber ebensowenig wie in früheren Jahren einen Erfolg. Die Versuchspflanzen sind folgende: *Pinus silvestris, Vincetoxicum officinale, Ribes Grossularia, rubrum, nigrum, alpinum, aureum, sanguineum, Sorbus aucuparia, Aria, torminalis, Spiraea Aruncus, Carpinus Betulus, Betula alba, Prunus Padus, Campanula Trachelium, rapunculoides.* Diese Pflanzen standen nach der Aussaat unter Glocken. Die folgenden wurden im Freien besät und nicht mit Glocken bedeckt: *Ledum palustre, Erica tetralix, Calluna vulgaris, Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Myrica Gale, Vinca minor, Impatiens parviflora, Salix repens, Polypodium*

---

1) VIII. Bericht, p. 382.

vulgare, *Rubus*[1]) *saxatilis*, *plicatus*, *caesius*, *danicus*, *Radula*, *suberectus*, *Muenteri*, *sciaphyllus*, *Langii*.

Zu beachten ist also der Misserfolg auf allen *Sorbus*-Arten, ferner der ständige Misserfolg auf *Vincetoxicum*, und gegenüber den Angaben Eriksson's der ständige Misserfolg auf den *Ribes*-Arten. Auf den in früheren Jahren mit Aecidiosporen besäten Kiefern (*Pinus silvestris*)[2]) wurde gleichfalls bisher kein Erfolg bemerkt.

Anhangsweise mag hier noch erwähnt sein, dass auf den am 29. Juni 1898[3]) mit Spermatien von *Periderminm Strobi* besäten Weymouthskiefern (*Pinus Strobus*) bis jetzt keinerlei Erfolg eingetreten ist.

VII. *Pucciniastrum Epilobii* (Pers.) Otth.

In meinem letzten Berichte hatte ich darauf hingewiesen, dass die auf *Epilobium angustifolium* lebende Form des *Pucciniastrum Epilobii* wahrscheinlich von den Formen der übrigen *Epilobium*-Arten biologisch verschieden sei. Um diese Ansicht weiter zu prüfen, habe ich einstweilen noch eine Anzahl von Aussaaten mit den Aecidiosporen auf solchen *Epilobium*-Arten gemacht, die mir bisher nicht zur Verfügung standen. Samen der *Epilobium*-Arten sandte mir auf Veranlassung des Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Dr. Engler Herr Dr. P. Graebner aus dem königl. Botanischen Garten in Berlin.

Aussaat der Aecidiosporen am 12. Juni und abermals am 20. Juni

auf	Erfolg
Epilobium angustifolium L.	Uredo am 26. Juni.
„ *parviflorum* Retz.	— — —
„ *montanum* L.	— — —
„ *palustre* L.	— — —
„ *tetragonum* L.	— — —

Durch die wiederholten Versuche dürfte es demnach wohl als genügend feststehend angesehen werden können, dass die vor-

1) Die *Rubi* nach den im Botanischen Garten zu Hamburg vorhandenen Bestimmungen.

2) VI. Bericht, p. 345 (21); VII. Ber., p. 17 (3); VIII. Ber., p. 385.

3) VII. Bericht, p. 16 (3).

liegende Form des *Epilobium*-Pilzes *(P. Abieti-Chamaenerii)* von den einheimischen Arten nur *Epilobium angustifolium* befällt. Pilze auf anderen Arten habe ich bis jetzt nicht erlangen können.

VIII. *Thecopsora Padi* (Kze. et Schm.) und *Aecidium strobilinum* (Alb. et Schw.) Rees.

Bei den im vorigen Jahre ausgeführten Versuchen, den Aecidienwirth von *Thecopsora Padi* zu finden, hatte ich durch Aussaat der Sporidien auf *Picea excelsa* Lk. eine Infection erhalten, die nur zur Entstehung eines Mycels in den neuen Trieben und zur Entwickelung des bekannten Spermogoniengeruches der Rostpilze führte, nicht aber zur Ausbildung von Spermogonien und Aecidien[1]). Weitere Beobachtungen haben die Vermuthung, dass auf den vegetativen Theilen überhaupt keine Rostpilzfructification zur Ausbildung kommen würde, bestätigt. Die inficirten vorjährigen Triebe, die schon im Herbst zu vertrocknen begannen, waren im Frühjahr 1900 bis auf das vorjährige Holz (1898) völlig abgestorben, die Nadeln abgefallen; unterhalb der abgestorbenen Zweige aber wuchsen neue Triebe hervor, und diese blieben durchaus gesund. Das Mycel dringt also von den inficirten Theilen aus nicht weiter in die Pflanze ein, sondern stirbt mit den befallenen Theilen ab.

Im verflossenen Sommer habe ich die Versuche wiederholt, aber nur wenig Material verwandt und daher nur eine geringere Infection erzielt; die inficirten Triebe verhalten sich jedoch genau wie die im vorigen Jahre inficirten, auch Mycel ist in ihnen nachweisbar. Eine Aussicht auf Weiterentwickelung ist ebensowenig vorhanden, wie im vorigen Jahre.

Es mag hier noch bemerkt sein, dass an gefärbten Präparaten sich in dem Mycel vielfach die zu je zweien genäherten Zellkerne nachweisen lassen, wie sie für die Rostpilze charakteristisch sind.

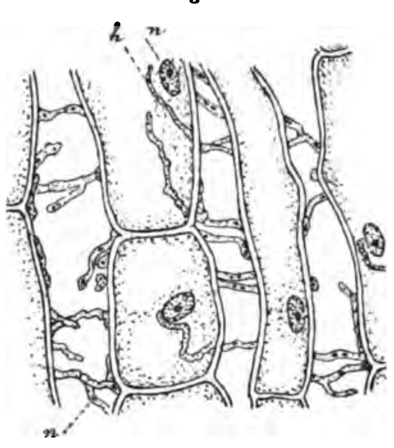
Derartige Infectionen junger Triebe, wie sie hier besprochen wurden, mögen gelegentlich auch im Freien eintreten und zum Absterben der befallenen Triebe führen. Beobachtungen liegen darüber wohl noch nicht vor; aber das ist auch nicht besonders auffällig, da man das Absterben einzelner Triebspitzen, das keinen

1) VIII. Bericht, p. 378.

grossen Schaden verursacht, wohl kaum beachtet und bei der Untersuchung der trockenen Zweige die Ursache schwerlich gefunden hätte.

Nachdem durch diese Versuche die Inficirbarkeit der Fichte mittels *Thecopsora Padi*, zugleich aber das Unvermögen des Pilzes, auf den vegetativen Theilen Aecidien zu bilden, gezeigt ist, kann man kaum noch zweifeln, dass die gesuchten Aecidien auf den Zapfen leben, und zwar wird man den verbreiteteren der beiden Zapfenpilze, *Aecidium strobilinum*, zunächst ins Auge zu fassen haben. Meine Bemühungen, mir diesen Pilz zu Aussaatversuchen auf *Prunus Padus* im frischen Zustande zu verschaffen, sind bisher ohne Erfolg geblieben, doch hoffe ich, dass es im Sachsenwalde, wo derselbe auf trockenen Zapfen gefunden ist, gelingen wird, ihn zu erhalten[1]).

Fig. V.



Mycel in der Rinde eines einjährigen Triebes von *Picea excelsa*, durch Aussaat der Sporidien von *Thecopsora Padi* erzeugt. Längsschnitt. Die über bezüglich unter den Zellen verlaufenden Hyphen sind nicht dargestellt. *n* Zellkerne, *h* Haustorium. $^{3?}/_1$.

Ich habe *Thecopsora Padi* auch einer morphologischen Untersuchung unterzogen und gebe danach die folgende Beschreibung, durch welche die Angaben von Magnus[2]) über die Gattung *Thecopsora* bestätigt werden.

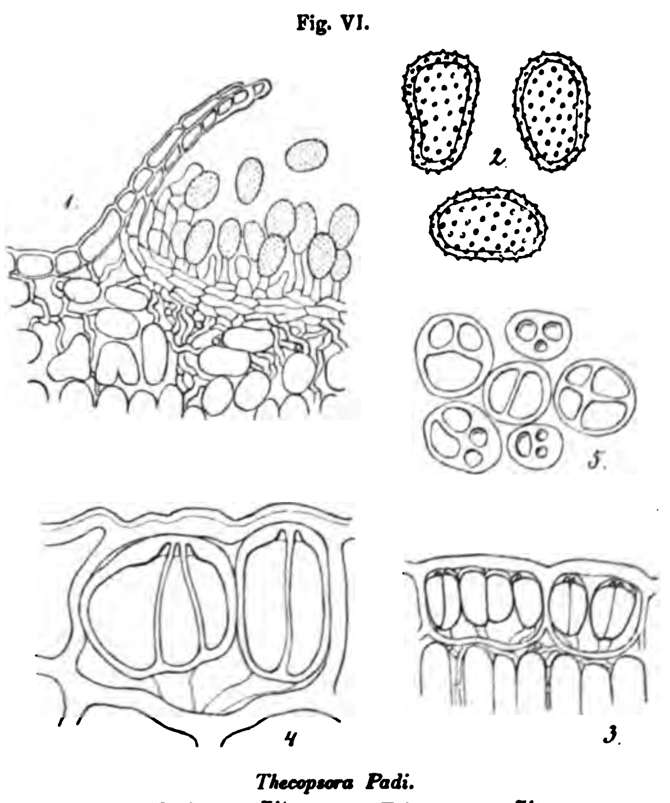
Die Uredolager finden sich in Gruppen beisammen auf der Unterseite der Blätter auf Flecken von 1—5 mm Grösse, die auf der Oberseite tief braunroth, auf der Unterseite etwas heller roth gefärbt und durch die feinen Blattadern scharf begrenzt sind. Indem sich die weisslichen Sporen über die rothen Flecken der Unterseite verbreiten, entsteht eine helle Rosafarbe, die auffällig ist und in dem Pilze nicht sofort einen Rostpilz vermuthen lässt. Die Lager sind

1) Inzwischen ist der Nachweis der Zusammengehörigkeit des *Aecidium strobilinum* mit *Thecopsora Padi* bereits durch v. Tubeuf erfolgt, der in Folge meiner Vermuthung die Aecidiosporen auf *Prunus Padus* aussäte und dadurch die *Thecopsora* erhielt (vorläufige Mittheil. im Centralbl. für Bakteriologie etc. II. Abtheil., Bd. VI, 1900, p. 428).

2) Botan. Zeitung 1875, p. 504.

von einer Pseudoperidie umgeben, die sich kuppelförmig darüber wölbt, von der Epidermis bedeckt ist und sich an der Spitze öffnet; die Wand der Peridie ist 5–6 μ dick, sie besteht aus einer Schicht von dünnwandigen, polygonalen, im radialen Längsschnitt des Lagers (Blattquerschnitt) parallelogrammförmigen Zellen von 8—12 μ Durchmesser. Die Uredosporen sind länglich oval, meist an einem Ende

Fig. VI.



Thecopsora Padi.

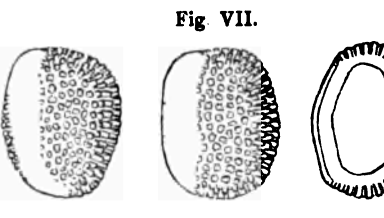
1. Uredolager $^{251}/_{1}$. 3. Teleutosporen $^{251}/_{1}$.
2. Uredosporen $^{624}/_{1}$. 4. Teleutosporen $^{621}/_{1}$.
5. Teleutosporen von oben gesehen $^{621}/_{1}$.

etwas dicker und etwas schief oder unregelmässig; ihre Grösse beträgt 15—21 : 10—14 μ. Die Membran ist etwa 1,5 μ dick und mit reichlich 2 μ von einander entfernten Stachelwarzen besetzt.

Die Teleutosporen bilden auf der Oberseite der Blätter dunkelbraune, etwas glänzende Krusten, die von den Adern begrenzt werden und manchmal klein bleiben, manchmal auch Flächen von über Quadratcentimetergrösse gleichmässig bedecken; in geringerer

Ausdehnung finden sie sich auch auf der Unterseite. Sie werden zu mehreren in den Epidermiszellen gebildet und füllen diese auf weite Strecken so vollkommen aus, dass eine zusammenhängende Schicht entsteht, in der die Querwände der Epidermiszellen in der Regel nur nach geeigneter Behandlung mit Chemikalien sichtbar sind. Nur unter den Sporen (nach dem Blattinneren zu) bleibt manchmal ein Theil des Zelllumens frei; dieser ist dann aber mit braunen Resten des Zellinhalts angefüllt. Nach Entfernung dieser Stoffe durch chemische Behandlung sieht man die Hyphen, an denen die Sporen gebildet sind. Die Gestalt der Sporen ist cylindrisch oval oder prismatisch, ihre Grösse beträgt 22—30 : 8—14 μ; die des gegenseitigen Druckes entbehrenden Sporen am Rande der Lager sind manchmal fast kugelig und bis 25 μ breit. Sie haben eine reichlich 1 μ dicke hellbraune Membran, die am oberen Ende bis auf 2—3 μ verdickt ist, und sie werden durch eine oder zwei dünne Längswände in zwei, drei oder vier Abtheilungen getheilt, deren jede im oberen Membrantheil meist einen deutlichen Keimporus zeigt. Das Promycel wird gegen 50 μ lang, 4 μ dick, und trägt runde, blasse, etwa 3 μ grosse Sporidien.

Fig. VII.



Aecidium strobilinum. Sporen $^{824}/_{1}$

Von *Aecidium strobilinum* habe ich bisher nur die Sporen genauer untersuchen können. Dieselben sind 21—28 : 17—20 μ gross, von ovaler, ungleichseitiger und wenig polygonaler Gestalt. Die sehr dicke Membran zeigt Stäbchenstructur; die Stäbchen nehmen etwa die Hälfte der Membrandicke ein. Ein schmaler Streifen ist völlig glatt, hier beträgt die Membrandicke nur etwa 3 μ, während sie auf der gegenüberliegenden Seite, wo auch die Stäbchen am längsten sind, bis auf 6 μ steigen kann. Die Sporen schliessen sich in ihrem Bau demnach eng an die Aecidiosporen von *Pucciniastrum Epilobii*, *Melampsoridium betulinum* und *Peridermium Strobi* an. Die Beschaffenheit der Membran aber ist wesentlich derber als die bei den beiden erstgenannten Arten und selbst als die von *Peridermium Strobi*; gegenüber dem letztgenannten Pilze liegt ein weiterer Unterschied darin, dass der glatte Theil der Membran der dünnere ist, während bei *P. Strobi* der glatte Theil dicker ist als der warzige. Nach

der Beschaffenheit der Sporen und ihrer Uebereinstimmung mit denen der genannten Arten möchte ich das *Aecidium strobilinum* auch als ein *Peridermium* ansehen; der Bau der Peridie und des gesammten Lagers dürfte dem kaum widersprechen.

Von Dietel[1]) ist die Gattung *Thecopsora* Magnus mit *Pucciniastrum* Otth. vereinigt worden. Es interessirt daher eine Vergleichung mit dem genauer untersuchten *Pucciniastrum Epilobii*. Ich finde im Bau der Uredolager und Sporen grosse Uebereinstimmung; auch die Beschaffenheit der Teleutosporenmembran ist ähnlich. Dagegen sind wesentliche Unterschiede die intracellulare Ausbildung der Teleutosporen bei *Thecopsora* und die weniger ausgeprägte Theilung derselben durch Längswände bei *Pucciniastrum*. Es wird darauf ankommen, ob man diese Unterschiede zur generischen Trennung für genügend ansieht. Bei den *Melampsora*-Arten der Weiden ist ein ähnlicher Unterschied insofern vorhanden, als einige Arten ihre Sporen innerhalb der Membran, zwischen Epidermis und Cuticula, ausbilden, während sie bei den meisten Arten intercellular sind. Hier ist dieser Unterschied bisher nur zur Unterscheidung der Arten herangezogen worden. Die Unterschiede zwischen *Pucciniastrum* und *Thecopsora* würden allerdings, die Richtigkeit des vermutheten Zusammenhanges mit *Aecidium strobilinum* vorausgesetzt, durch die Aecidien verschärft werden; doch stehen die letztgenannten einander im Bau der Sporen trotz aller Verschiedenheit immerhin recht nahe. Auch müssten, um auf die Aecidien Werth legen zu können, zunächst die der anderen Arten bekannt sein. Die Frage lässt sich daher wohl noch nicht entscheiden; indessen kann man keine besonders schwerwiegenden Gründe gegen die Vereinigung der beiden Gattungen vorbringen.

IX. *Aecidium elatinum* Alb. et Schwein.

Nach Versuchen vom Sommer 1899 habe ich es für wahrscheinlich erklärt, dass die Teleutosporengeneration des *Aecidium elatinum* die auf *Sorbus aucuparia* L. lebende *Ochropsora Sorbi* (Oud.) Dietel sei[2]). Ich hatte am 28. Mai und 5. Juni *Peridermium Pini* und am 26. Juni *Aecidium elatinum* auf *Sorbus aucuparia*

---

1) Uredinales, in Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

2) VIII. Bericht, p. 381.

ausgesät und am 11. Juli *Ochropsora Sorbi* erhalten. Ich hoffte durch die diesjährigen Versuche eine Bestätigung und definitive Entscheidung der Angelegenheit bringen zu können, kann aber einstweilen nur über einen vollständigen Misserfolg berichten.

Das zunächst verwendete Hexenbesenmaterial stammte wieder von Freiburg im Breisgau, aber von einem anderen Fundorte als das vorige („Rebhaus“), und war mir von Herrn Hauptlehrer Stierlin übersandt worden. Die am 18. Juni vorgenommenen Aussaaten auf *Sorbus aucuparia* L. (4 Exemplare), *S. Aria* Crantz, *S. torminalis* Crantz, *Spiraea Aruncus* L., *Prunus Padus* L. und *Carpinus Betulus* L. blieben sämmtlich ohne Erfolg. Auf meine Bitte sandte mir Herr Stierlin am 10. Juli noch eine Probe des Materials vom vorjährigen Standorte („Sternwald“); es waren aber nicht genügend Sporen daran, so dass die Aussaat von vornherein aussichtslos war. Ebensowenig Erfolg brachten zwei weitere Proben. Die erste hatte Herr Prof. Dr. R. v. Wettstein nach langem Suchen im Wiener Wald, wo der Pilz früher leicht zu haben war, gefunden, sie enthielt kaum brauchbare Mengen von Sporen; die zweite sandte mir Herr Prof. Dr. Oltmanns am 19. Juli aus den Vogesen; sie enthielt gar keine Sporen mehr.

Ich würde nach diesen Versuchen den vermutheten Zusammenhang zwischen *Aecidium elatinum* und *Ochropsora Sorbi* für nicht vorhanden erklären, wenn ich irgend eine Ursache anzugeben wüsste, aus der die im vorigen Jahre auf *Sorbus aucuparia* erzielte zweifellose und nicht spärliche Infection entstanden sein könnte. Der Zusammenhang desselben mit der Aussaat von *Peridermium Pini* ist sehr unwahrscheinlich; auch brachte dieses Jahr die Aussaat des Materials des *P. Pini* vom gleichen Fundort wie im vorigen Jahre keinen Erfolg (Cap. VI, B). Andere Aecidien, die mit *Ochropsora Sorbi* im Zusammenhang stehen könnten, habe ich im vorigen Jahre nicht in der Hand gehabt. Eine spontane Entstehung des Pilzes ist ausgeschlossen, weil er in Norddeutschland nicht vorkommt. Die einzige, mir augenblicklich zulässig erscheinende Erklärung bietet der Umstand, dass das Material vom 18. Juni, das einzige brauchbare unter den verwendeten, von einem anderen Standorte stammt wie das vorjährige; es könnte hier ein ähnliches Verhalten vorliegen, wie wir es von den *Peridermium*-Arten *P. Cornui* und *P. Pini* kennen. Aus diesem Grunde scheint es

mir doch wünschenswerth, noch weitere Versuche in der angegebenen Richtung auszuführen, und ich hoffe die Angelegenheit im nächsten Sommer weiter verfolgen zu können.

X. Pilze aus der Gruppe *Puccinia Ribesii-Caricis* Kleb.

Mit den Rostpilzen, welche *Carex*- und *Ribes*-Arten wechselweise befallen, war für diesen Sommer eine Reihe von Versuchen in Aussicht genommen worden, von denen leider nur ein Theil durchgeführt werden konnte, weil aus unaufgeklärten Gründen nicht bei allen Materialien eine genügende Keimung eintrat. Die nachfolgenden Versuche liefern einige weitere Beiträge zur Kenntniss dieser Rostpilze.

A. *Puccinia Ribis-nigri-Paniculatae* Kleb.

Mit dem Namen *Puccinia Ribis-nigri-Paniculatae* hatte ich im vorigen Jahre[1]) einen aus Triglitz in der Prignitz stammenden Pilz auf *Carex paniculata* L. bezeichnet, der sich auf *Ribes nigrum* L. übertragen liess. Herr O. Jaap hatte die Liebenswürdigkeit, mir zu weiteren Versuchen Material zu besorgen.

Aussaat der Sporidien

auf	am	Erfolg
Ribes Grossularia	3. Mai	— — —
„ ***nigrum***	3. „	am 15. Mai Spermogonien, später Aecidien, reichlich.
„ ***sanguineum***	3. „	am 15. Mai Spermogonien, später Aecidien.
„ *alpinum*	3. „	— — —
„ *rubrum*	3. „	— — —
„ *aureum*	3. „	— — —
„ *Grossularia*	18. „	— — —
„ ***nigrum***	18. „	am 1. Juni Spermogonien, später Aecidien, reichlich.
„ ***alpinum***	18. „	am 25. Mai Spermogonien, später Aecidien, reichlich.

1) VIII. Bericht, p. 393.

„ ***rubrum***	18. „	am 1. Juni Spermogonien, sehr spärlich.
„ ***aureum***	18. „	am 1. Juni Spermogonien, später Aecidien.
„ ***nigrum***	2. Juni	am 12. Juni Spermogonien, später Aecidien, reichlich.

Aussaat der Aecidiosporen

auf	am	Erfolg
Carex paniculata L.	23. Juni	Uredo am 10. Juli.
„ ***paradoxa*** Willd.	26. „	Uredo am 13. August.
„ *teretiuscula* Good.	26. „	— — —

Hiernach sind Aecidienwirthe des vorliegenden Pilzes: ***Ribes*** *nigrum* L., *aureum* Pursh, *alpinum* L., weniger *R. sanguineum* Pursh, kaum *R. rubrum* L. *R. Grossularia* L. scheint ganz immun zu sein. Als Wirth der Uredo- und Teleutosporengeneration ist ausser *Carex paniculata* L. noch *C. paradoxa* Willd. erkannt worden. Ob diese Art leicht und stark inficirt wird, kann ich noch nicht sagen, da der am 13. August (nach längerer Abwesenheit meinerseits) festgestellte Erfolg spärlich war.

B. *Puccinia Ribesii-Pseudocyperi* Kleb.

Die gleichfalls von Herrn O. Jaap bei Triglitz in der Prignitz gesammelten Teleutosporen des als *Puccinia Ribesii-Pseudocyperi* bezeichneten Pilzes auf *Carex Pseudocyperus* L. hatten im vorigen Jahre gleichzeitig auf *Ribes nigrum* L. und auf *R. Grossularia* L. Aecidien hervorgebracht.

Da dieser Erfolg gegenüber dem Verhalten der übrigen Roste aus der Gruppe *Pucc. Ribesii-Caricis* auffällig ist, so lag mir daran, zu entscheiden, ob das Pilzmaterial rein oder gemischt gewesen war. Ich hatte deshalb aus den beiden Aecidien gesondert Teleutosporen erzogen[1]). Die damit am 3., 7., 18. und 22. Mai vorgenommenen Aussaaten haben aus unaufgeklärten Gründen ein ganz ungenügendes Resultat gegeben. Die Teleutosporen aus Aecidien von *Ribes Grossularia* inficirten keine der *Ribes*-Arten, die aus Aecidien von *R. nigrum* nur *R. nigrum* schwach und erst bei der

1) VIII. Bericht, p. 390.

zweiten Aussaat. Dann säte ich noch ein von Herrn Jaap bei Triglitz im Freien gesammeltes Material auf *R. nigrum*, *Grossularia* und *rubrum* (26. Mai). Nur auf *R. nigrum* trat Erfolg ein (4. Juni). Da aber die Versuchspflanzen schon reichlich weit in der Entwickelung vorgeschritten waren, so mag ich hieraus keinen Schluss ziehen. Die Frage muss also noch offen bleiben.

Bei den Rückinfectionsversuchen auf *Carex Pseudocyperus* L. und *C. vesicaria* L. wurde nur *C. Pseudocyperus* inficirt (23. Juni — 11. Juli).

C. *Puccinia Pringsheimiana* Kleb.

In der Nähe von Bünningstedt bei Ahrensburg fand ich am 24. Mai einen Busch von *Ribes Grossularia* sehr stark mit Aecidien bedeckt. Um festzustellen, ob es sich um die Aecidien von *Puccinia Pringsheimiana* handele, übertrug ich die Sporen des mitgenommenen Materials am 25. Mai auf ***Carex acuta***. Vom 4. Juni an wurden Uredolager erhalten. Die Uredosporen übertrug ich dann am 13. Juni auf ***Carex stricta*** und am 26. Juni auf ***Carex caespitosa*** und erzielte auf beiden Arten eine Infection. Nach diesen Versuchen ist daher ausser *Carex acuta* L., *stricta* Good. und *Goodenoughii* Gay[1]) auch *C. caespitosa* L. eine Teleutosporennährpflanze der *Puccinia Pringsheimiana*.

XI. *Puccinia*-Arten auf *Phalaris arundinacea* L.

A. Versuche, *Puccinia Smilacearum-Digraphidis* Kleb. zu specialisiren.

1. Das anscheinend ausreichende Material der seit 1892[2]) unter ausschliesslicher Verwendung von *Polygonatum multiflorum* als Aecidiumwirth von mir weiter gezüchteten *Puccinia Smilacearum Digraphidis* wurde am 10. Mai auf die vier in Betracht kommenden Wirthe *Polygonatum multiflorum* All., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* Schmidt und *Paris quadrifolia* L. ausgesät. Nach der sonst gewöhnlichen Frist trat kein Erfolg ein. Mit dem spärlichen Rest des Materials wurde daher am 22. Mai abermals

1) III. Bericht, p. 77—78. VII. Ber., p. 148 (34). VIII. Ber., p. 388.
2) I. Bericht, p. 342 (26).

Polygonatum besät und diesmal die Glocke über fünf Tage über den Versuchspflanzen gelassen. Am 29. Mai trat auf *Polygonatum* ein Erfolg ein, der vielleicht noch auf die erste Aussaat zurückzuführen ist; vom 1. Juni an zeigte sich der Erfolg der zweiten Aussaat. Leider ist mit diesen Versuchen eine Entscheidung über die gegenwärtige Beschaffenheit des Materials nicht gegeben. Auch die Weiterkultur des Pilzes auf *Phalaris* machte dieses Jahr Schwierigkeiten, so dass nur spärliche Teleutosporen gebildet wurden. Es gelingt eben trotz aller Mühe nicht immer, gleichzeitig die Nährpflanze und den Pilz von Mitte Juni bis Ende August in guter Entwickelung zu erhalten, was für die reichliche Sporenbildung unerlässliche Bedingung ist. Hoffentlich genügen die Teleutosporen wenigstens zur Erhaltung des werthvollen Materials.

2. Eine von Triglitz stammende *Puccinia* auf *Phalaris* hatte 1899 alle vier Aecidienwirthe inficirt, und zwar *Convallaria* und *Polygonatum* stark, *Majanthemum* mässig und *Paris* schwach[1]). Mittels der Aecidien auf *Convallaria* waren Teleutosporen auf *Phalaris* erzogen worden. Diese dienten zu folgenden Versuchen:

Aussaat am 10. Mai

auf	Erfolg	
Convallaria majalis	am 21. Mai,	mässig.
Polygonatum multiflorum	„ 21. „	reichlich.
„ ***verticillatum***	„ 25. „	reichlich.
Majanthemum bifolium	„ 25. „	mässig.
Paris quadrifolia	„ 25. „	wenig.

Die einmalige Beschränkung des Pilzes auf *Convallaria* als Zwischenwirth hat also die Eigenschaften des Pilzes noch nicht bemerkbar verändert. Auffällig ist sogar der geringe Erfolg auf *Convallaria*. Um den Versuch fortsetzen zu können, wurde mittels der Aecidien von *Convallaria* abermals *Phalaris* besät. Die Infection fiel jedoch so schwach aus, dass die Fortführbarkeit zweifelhaft erscheint (vergl. den folgenden Abschnitt).

B. *Puccinia* von Meckelfeld.

Eine bei Meckelfeld von Herrn O. Jaap gesammelte *Puccinia* inficirte im vorigen Jahre *Convallaria* und Orchideen, brachte auf *Polygonatum* braune Flecken und blieb auf *Majanthemum* ohne

1) VIII. Bericht, p 399.

Erfolg. Die Versuche wurden in diesem Sommer mit Material vom gleichen Fundorte wiederholt.

Aussaat am 16. Mai

auf	Erfolg
Convallaria majalis	am 25. Mai Spermogonien, später Aecidien, massenhaft.
Polygonatum multiflorum	am 25. Mai rothe Flecken, keine Weiterentwickelung.
Majanthemum bifolium	am 28. Mai spärliche Spermogonien, später einige Aecidien.
Paris quadrifolia	am 25. Mai Spermogonien, später Aecidien, ziemlich reichlich.
Orchis militaris	am 4. Juni Spermogonien, später Aecidien.
Platanthera chlorantha	am 28. Mai Spermogonien, später Aecidien, reichlich.

Das Verhalten des vorliegenden Materials ist sehr bemerkenswerth. Ich glaubte den Pilz von Meckelfeld nach den Versuchen des vorigen Jahres als eine Mischung von *Puccinia Orchidearum-Phalaridis* mit *P. Convallariae-Digraphidis* ansehen zu sollen[1]), muss aber diese Ansicht jetzt modificiren. Dass derselbe eine Mischung ist, die als einen Bestandtheil *P. Orchidearum-Phalaridis* enthält, erscheint mir einstweilen nicht zweifelhaft. Aber der andere Bestandtheil kann nicht *P. Convallariae-Digraphidis* sein, denn dieser Pilz inficirt *Majanthemum* und *Paris* nicht[2]). Ebensowenig aber ist derselbe die sonst, wie es scheint, in Norddeutschland häufige *P. Smilacearum-Digraphidis*, denn diese inficirt *Polygonatum* leicht und reichlich. Der zweite Bestandtheil muss also entweder wieder eine Mischung sein und zwar von *P. Convallariae-Digraphidis* mit einer oder zwei anderen Formen, oder er ist eine eigenartig specialisirte Form, welche die Fähigkeit, *Polygonatum* zu inficiren, verloren hat, auf *Majanthemum* und *Paris* noch einigermassen weiterkommt, leicht und reichlich aber *Convallaria* inficirt. Die erste Annahme ist durchaus möglich, aber nicht allzu wahrscheinlich. Wäre die letztere richtig, so wäre ein Pilzmaterial von hohem theoretischem Interesse ge-

1) VIII. Bericht, p. 401.

2) V. Bericht, p 260.

funden, das ein kräftiges Argument im Sinne der Descendenztheorie liefern würde.

Um die sich hier ergebenden Fragen weiter verfolgen zu können, habe ich sowohl von den Aecidien auf *Platanthera*, wie namentlich von denen auf *Convallaria* aus die *Puccinia* auf *Phalaris* erzogen. Beide Kulturen, namentlich die von *Convallaria*, haben zu einer ziemlich reichlichen Teleutosporenbildung geführt[1]). So hoffe ich einheitliche Materialien erhalten zu haben, die im nächsten Sommer zur weiteren Feststellung der Eigenschaften des vorliegenden Pilzes dienen können.

XII. *Pucciniana Magnusiana* Körnicke.

Mit einem von Herrn O. Jaap bei Triglitz gesammelten Material der *Puccinia Magnusiana* nahm ich am 29. Mai folgende Versuche vor:

Aussaat der Sporidien auf		Erfolg	
Ranunculus acer L.	—	—	—
„ *repens* L.	am 6. Juni	Spermogonien, später Aecidien.	
„ *bulbosus* L.	am 6. Juni		
„ *flammula* L.	—	—	—
„ *Lingua* L.	—	—	—
„ *lanuginosus* L.	—	—	—

Das Resultat entspricht den bisherigen Erfahrungen[2]).

XIII. Das *Aecidium* auf *Angelica silvestris* L.

Auf den Elbwiesen bei Wittenbergen in der Nähe von Blankenese, die durch das massenhafte Vorkommen von *Fritillaria Meleagris* L. ausgezeichnet sind, wurden bei Gelegenheit einer am 12. Mai von der botanischen Gruppe des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg unternommenen Excursion mehrere Blätter von *Angelica silvestris* gefunden, die sehr stark mit Aecidien bedeckt waren.

---

1) Diese Kulturen gelangen gut, obgleich auf dieselben weniger Sorgfalt verwendet wurde, als auf die des unter A 1 besprochenen Materials.

2) Plowright, Britisch Ured. and Ustilag., p. 178.

Da ich in der Nachbarschaft des Standortes früher *Puccinia Polygoni* (Pers.) Schroet. auf *Polygonum amphibium* L. gefunden hatte, so hoffte ich, das Aecidium dieses Pilzes, das ich auf einer Umbellifere vermuthete, vor mir zu haben, und unternahm deshalb eine Anzahl hierauf bezüglicher Versuche. Dabei mussten aber noch einige weitere Umstände berücksichtigt werden. In der Nähe der Fundstelle befinden sich nämlich auch die Wiesen, auf denen ich regelmässig das Material von *Puccinia Cari-Bistortae*[1]) eingesammelt hatte, und am Fundorte selbst wächst *Polygonum Bistorta* L. in Menge. Ferner liegen auch bereits Beobachtungen über den Wirthswechsel von *Aecidium Angelicae* Rostr. vor. Es ist von Juel[2]) gezeigt worden, dass ein bei Falun in Schweden vorkommendes Aecidium auf *Angelica silvestris* mit *Puccinia Polygoni-vivipari* Karst. im Zusammenhange steht, einem Pilze, der nach Juel *Puccinia Conopodii-Bistortae* und *P. Cari-Bistortae* morphologisch völlig gleich ist, aber nicht auf *Polygonum Bistorta*, sondern auf *Polygonum viviparum* L. lebt. Da die letztgenannte Pflanze bei Hamburg nicht vorkommt und sich in Deutschland überhaupt nur an wenigen Stellen findet, so musste nach einem anderen Teleutosporenwirth gesucht werden, und es lag also nahe, dabei auch an *P. Bistorta* zu denken.

Infolgedessen wurden folgende Versuche angestellt:

1. *Puccinia* auf *Polygonum amphibium* von Steinbek be Hamburg.

Aussaat der Sporidien

auf	am	Erfolg		
Angelica silvestris L.	16. Mai	—	—	—
Carum Carvi L.	29. „	—	—	—

Man vergleiche hiermit die grössere Zahl der im vorigen Jahre[3]) gleichfalls resultatlos ausgeführten Versuche.

2. *Puccinia* auf *Polygonum Persicaria* L. von Lokstedt bei Hamburg.

Aussaat der Sporidien

auf	am	Erfolg		
Angelica silvestris L.	16. Mai	—	—	—

1) V. Bericht, p 329. VI. Ber., p. 27 (36). VII. Ber., p. 157 (43).

2) Oefversigt of K. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1899. No. 1.

3) VIII. Bericht, p. 403.

3. *Aecidium Angelicae* von Wittenbergen.

Aussaat der Sporen

auf	am	Erfolg
Polygonum Bistorta L.	15. Mai	am 25. Mai zahlreiche Uredolager, später reichliche Teleutosporen.
„ *viviparum* L.	15. „	am 28. Mai gelbe Flecken, am 1. Juni einzelne Teleutosporenhäufchen, später auch Uredo. Die Infection bleibt spärlich, wird aber allmählich etwas kräftiger.
„ *amphibium* L.	15. „	— — —

Die mikroskopische Untersuchung ergab in den Uredo- und Teleutosporen vollkommene Uebereinstimmung mit *Puccinia Cari-Bistortae*. Auch im Bau der Aecidien und der Aecidiosporen besteht im Wesentlichen Uebereinstimmung, also auch mit dem Pilze Juel's, der *P. Conopodii-Bistortae* und *P. Cari-Bistortae* gleich sein soll. Allerdings finde ich einen Unterschied gegen *P. Cari-Bistortae*, indem die Aecidiosporen ein wenig grösser sind (23—28 : 16—20 μ), und indem die Wand der Peridienzellen auf der Aussenseite etwas dicker ist als auf der Innenseite, während bei *P. Cari-Bistortae* der Dickenunterschied sehr gering ist. Dieser Dickenunterschied ist auch in Juel's Abbildung dargestellt. Ueber die Grösse der Sporen finde ich bei Juel keine Angabe, so dass ich diese nicht vergleichen kann. Wesentlicher könnte der Umstand sein, dass bei meinem *Aecidium Angelicae* Spermogonien in reichlicher Zahl vorhanden sind, während Juel an seinem Material keine gefunden hat. Indessen bedürfte dieser Befund Juel's wohl noch der Nachprüfung.

Die vorliegenden Beobachtungen veranlassen zu folgenden Schlüssen und Erwägungen:

1. Die auf *Polygonum amphibium* und *P. Persicaria* vorkommende *Puccinia* hat keine Beziehungen zu *Aecidium Angelicae*.

2. Das bei Wittenbergen (Blankenese) vorkommende *Aecidium Angelicae* steht daselbst in genetischer Verbindung mit einer *Puccinia* auf *Polygonum Bistorta* vom Typus der *Pucc. Bistortae*, vermag aber auch, wenngleich in geringerem Grade, auf *Polygonum*

viviparum Uredo- und Teleutosporen zu bilden. Das schwächere Infectionsvermögen gegen *P. viviparum* zeigte sich darin, dass zuerst nur gelbe Flecken und erst später auf diesen spärliche Sporen entstanden. Auffällig ist, dass sich die Teleutosporen vor oder gleichzeitig mit den Uredosporen bildeten.

3. Der vorliegende Pilz und Juel's *Puccinia Polygoni-vivipari* scheinen nach den bisherigen Untersuchungen von einander verschieden zu sein, doch ist die Verschiedenheit nur eine geringe. Ob auf das Fehlen der Spermogonien bei Juel's Pilz Werth zu legen ist, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Aber Juel's Pilz inficirte *Polygonum viviparum* leicht und brachte auf *P. Bistorta* nur gelbe Flecken, der meinige inficirte *B. Bistorta* leicht und brachte auf *P. viviparum* zuerst nur gelbe Flecken, später allerdings auch Sporen. Hier muss zwar die Frage gestellt werden, ob Juel's Pilz nicht vielleicht auch veranlasst werden könnte, auf *Pol. Bistorta* Sporen zu bilden? Doch selbst wenn das der Fall wäre, läge noch eine Verschiedenheit vor in Bezug auf die Leichtigkeit, mit der die Infection und Sporenbildung auf den verschiedenen Wirthen eintritt. — Die beiden Pilze bieten also ein äusserst interessantes Beispiel der Specialisirung dar. Man kann sich der Anschauung kaum verschliessen, dass hier zwei aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangene Formen vorliegen, die sich in entgegengesetzter Richtung entwickelt haben. Dabei scheint der Grad dieser divergenten Entwickelung etwas verschieden zu sein, indem der hiesige Pilz auf dem nicht einheimischen *Polygonum viviparum* noch fortzukommen vermag, während der schwedische die Fähigkeit, auf *P. Bistorta* Sporen zu bilden, vielleicht schon verloren hat. Eine nochmalige Untersuchung des schwedischen Pilzes zur Prüfung der Frage, ob *P. Bistorta* gegen denselben völlig immun ist, wäre daher immerhin erwünscht.

4. Eine weitere Frage, die sich hier ergiebt, ist die, wie sich der vorliegende Pilz zu dem von mir als *P. Cari-Bistortae* bezeichneten verhält. Beide stammen von ganz nahe benachbarten Standorten und stimmen morphologisch überein. Das *Aecidium Cari* ist am Standorte noch nicht gefunden worden und auch bisher überhaupt noch nicht bekannt gewesen. Es wäre denkbar, dass *Angelica* der eigentliche Aecidienwirth wäre, und dass *Carum* zwar auch die Aecidien tragen kann, aber nicht so regelmässig inficirt wird. Wie aus meinen früheren Berichten hervorgeht, hatte ich anfangs ziemliche Mühe, das Aecidium auf *Carum* zu guter Ent-

wickelung zu bringen. Wenn sich diese Vermuthung bestätigte, müsste die Bezeichnung *Puccinia Cari-Bistortae* fallen und durch *P. Angelicae-Bistortae* ersetzt werden. Im Falle der Verschiedenheit der beiden Pilze aber würde man die letztere Bezeichnung für den hier untersuchten Pilz verwenden können. Die Frage muss durch Kulturversuche entschieden werden; auf Grund der oben angegebenen geringen morphologischen Verschiedenheiten lässt sich eine Trennung der beiden Pilze nicht vornehmen.

Die Anwendung des Projectionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen.

Von

W. Pfeffer.

Mit 7 Textfiguren

I. Vorbemerkungen über den Apparat und die Technik.

Der Projectionsapparat wird vielfach zur Vorführung von Abbildungen (Diapositiven), auch wohl von mikroskopischen Präparaten, aber, soweit mir bekannt ist, kaum zur Demonstration von lebenden Organismen und vitalen Vorgängen benutzt[1]). Dass es aber ungemein lehrreich und wichtig ist, Wachsthums- und Bewegungsvorgänge u. s. w. dem Zuhörerkreis in direct sichtbarer Weise vorzuführen, bedarf wohl keiner besonderen Erörterungen, und ich muss sagen, dass ich auf diese so überaus instructiven Demonstrationen nicht mehr verzichten möchte. Allerdings erfordern diese Versuche einige Mühe und Sorgfalt. Da zudem der gute Erfolg wesentlich von der Ueberwindung einiger technischer Schwierigkeiten und von der Auswahl der geeigneten Objecte abhängt, so dürfte es nicht unerwünscht sein, wenn ich der schon oft an mich ergangenen Aufforderung entspreche und in Folgendem eine Reihe von Erfahrungen mittheile, die ich im Laufe der Jahre sammelte. Jedoch beschränke ich mich auf eine Auswahl von Beispielen, aus denen die Methodik zu entnehmen ist, mit deren Hilfe sich der Kreis der projectiven Vorführungen nach Wunsch und Bedürfniss beliebig erweitern lässt. Ich habe auch keine Veranlassung auf einfache Versuche einzugehen, deren Projection in üblicher Weise ausgeführt wird und (wie die Projection von Bildern [Diapositiven] und mikroskopischen Präparaten) keine Schwierig-

1) Mir ist nur bekannt, dass der verstorbene Anatom **Stricker** in Wien die Makroprojection zur Demonstration einzelner animalischer Lebensvorgänge benutzte.

keiten macht. Ueberhaupt setze ich Vertrautheit mit dem Projectionsapparat voraus und beabsichtige weder die auf die Projectionstechnik bezügliche Literatur zu behandeln, die sich fast ausschliesslich mit der Vorführung todter Objecte beschäftigt, noch die Technik der Aufstellung, Beleuchtung, Centrirung etc., oder die Construction und den Werth der von verschiedenen Firmen[1]) gelieferten Projectionsapparate zu besprechen, die allerdings nicht alle zu einer allseitigen Verwendung geeignet sind.

Um allseitig und somit für unsere Zwecke brauchbar zu sein, muss der Apparat, abgesehen von einer exacten Ausführung, eine grosse Freiheit der Bewegung und der Combination gestatten. Dazu gehört, dass man schnell und leicht von der mikroskopischen Projection (Mikroprojection) zu der Projection bei schwacher Vergrösserung (Makroprojection, Skioptikon, sowie Kinematograph) übergehen kann und dass man ausserdem den genügenden Platz hat, um auch mit Topfpflanzen, Cüvetten und anderen Apparaten operiren zu können. Diesen Anforderungen genügt in zufriedenstellender Weise der von mir benutzte grosse Projectionsapparat von Zeiss, in dem die verschiedenen optischen Theile, sowie Träger, Tische, Halter u. s. w. in der gewünschten Lage auf einer prismatischen Stahlschiene, der optischen Bank, fixirt werden. Grössere Topfpflanzen stellt man neben dieser optischen Bank auf und bringt die zu projicirenden Theile durch Neigung oder Beugung der Pflanze in die geeignete Lage. Unter Hinweis auf Abbildung und Beschreibung des Apparates in den Katalogen von Zeiss[2]) kann ich mich auf einige die Projectionstechnik betreffende Notizen beschränken.

In meinem Apparate dient als Lichtquelle eine selbstregulirende elektrische Bogenlampe von Schuckert & Co., die für eine Stromstärke von 30 Ampère (bei 45—55 Volt) construirt ist. Ich erreiche jedoch mit dieser Lampe auch eine Stromstärke von 40 oder auch bis 50 Ampère, indem ich den oberen Kohlenhalter so belaste, dass die Kohlenspitzen erst bei der besagten Stromstärke auf die richtige Distanz auseinanderweichen. Zu diesem Zwecke habe ich an dem oberen Kohlenhalter einfach einen Drahthaken angebracht, der durch Bleistücke in entsprechender Weise belastet

1) Zeiss, Seibert, Leitz, Plössl & Co., Schmidt & Haensch u. a. Ich hatte übrigens Gelegenheit, die Apparate der genannten Firmen kennen zu lernen. — Vergl. z. B auch Behrens, Zeitschr. f. Mikroskop. 1899, Bd. 16, p. 183.

2) Katalog über Apparate für Projection und Mikrophotographie 1898 u. 1899.

wird. Ausserdem empfehle ich an dem unteren Kohlenhalter in geeigneter Weise ein durch einen eingeschalteten Porzellanring isolirtes Kettchen anzubringen, durch dessen Anziehen man erreicht, dass die Kohlenspitzen beim Anlassen des Stromes sogleich, also ohne Anwendung von Ueberstrom und ohne das lästige Stossen auseinanderweichen. Uebrigens kommt man auch mit der viel billigeren Handregulirlampe aus, die z. B. allgemein bei den kinematographischen Vorstellungen angewandt wird. Diese hat den Vortheil, auch eine Stromstärke von 60—70 Ampère verwenden zu können, die allerdings für die Projection lebender Objecte kaum anwendbar ist, da es schon bei 30—50 Ampère besonderer Vorsichtsmassregeln bedarf, um die Tödtung durch Wärmewirkung zu vermeiden.

Um einen grossen Theil der Wärmestrahlen zu absorbiren, lasse ich die durch das erste Sammellinsensystem parallel gemachten Lichtstrahlen eine Wasserschicht[1]) von 200 mm Dicke, also eine längere Wasserkammer passiren, als sie für gewöhnlich dem Apparate von Zeiss beigegeben wird (= 65 mm). Immerhin liefern diese Strahlen, wenn sie durch das nun folgende Sammellinsensystem zu einem Lichtbilde von 2—4 mm Durchmesser vereint werden, bei 30 – 40 Ampère eine solche Wärme, dass Papier verkohlt wird, und selbst bei einem Durchmesser des Lichtbildes von 20 – 30 mm pflegen die Pflanzen mit der Zeit geschädigt und getödtet zu werden. Wenn man aber diesen convergenten Strahlenbüschel durch eine ca. 40 mm dicke, beinahe gesättigte Lösung von Eisensulfat leitet, so wird die Wärme so weit gemildert, dass viele kleinere und insbesondere ungefärbte Organismen in dem Lichtbilde von 2 – 3 mm Durchmesser aushalten[2]). Durch die Entfernung der Eisenlösung kann man dann die Tödtung der Organismen herbeiführen und demonstriren. Allerdings wird durch die Lösung von Eisensulfat auch ein Quantum der sichtbaren Strahlen ausgelöscht und ein grünliches Licht hergestellt, das aber ausreicht, um noch bei 5000- bis 8000facher Vergrösserung zu projiciren. Operirt man mit todten, mikroskopischen Präparaten, so hat man bei Einschaltung der Eisensulfatlösung selbst dann keine Beschädigung durch Hitze zu

1) Eine Alaunlösung absorbirt in Wirklichkeit nicht wesentlich mehr Wärmestrahlen als Wasser.

2) Ich habe zwar eine annähernde Bestimmung der Wärmeabnahme bei Einschaltung der Eisenlösung ausgeführt, doch unterlasse ich eine Angabe über diese Versuche.

fürchten, wenn eine sehr starke Beleuchtung angewandt wird. Bei der Makroprojection wird die Eisenlösung ausgeschaltet, während das Wassergefäss im Apparat verbleibt.

Die ansehnliche Wassermenge in der grossen Wasserkammer erwärmt sich nur langsam, so dass man in den meisten Fällen auf eine Kühlung verzichten kann. Ist eine solche erwünscht, so empfehle ich dieselbe nicht, wie es üblich ist, durch Durchleiten von Wasser, sondern durch Eis zu bewerkstelligen. Man erreicht dieses sehr einfach, indem man auf die Wasserkammer ein thunlichst anschliessendes Zinkgefäss setzt, das Wasser und Eisstücke enthält.

Die Eisensulfatlösung halte ich in einer parallelwandigen Flasche, die, um Oxydation zu vermeiden, nach Durchleiten von Wasserstoff bei etwas vermindertem Luftdruck hermetisch abgeschlossen ist[1]). Wenn ausserdem in der Flasche der gaserfüllte Raum genügend gross ist, so besteht keine Gefahr, dass bei der in Frage kommenden Temperaturerhöhung eine Zersprengung der starkwandigen Flasche eintritt.

Sofern die intensive Beleuchtung nicht schädigt, lassen sich auf diese Weise Schwärmsporen, Algenfäden, Plasmaströmung u. s. w. (natürlich auch todte mikroskopische Präparate) ohne eine besondere Abkühlung des Präparates projiciren. Mit Zuhilfenahme einer guten und continuirlichen Kühlung kann man allerdings vielfach auch ohne eine Eisensulfatlösung operiren. Da indess dieses Verfahren keine besonderen Vortheile bietet und in jedem Falle, insbesondere dann umständlicher ist, wenn verschiedene Präparate hintereinander vorgeführt werden, so pflege ich es im Allgemeinen nicht anzuwenden. Nur dann, wenn eine besonders intensive Beleuchtung und empfindliche Organismen benutzt werden, ist ausser der Einschaltung von Eisensulfat die Abkühlung des Objectträgers geboten. Diese führe ich mit dem Zoth'schen Kühler (vergl. den Preiscourant von Zeiss) oder mit meiner Gaskammer[2]) aus, indem ich auf die Mittelöffnung dieser (an Stelle eines Deckglases) einen sehr dünnwandigen Objectträger mittelst Fett aufdichte. Dieser Objectträger und das auf ihm liegende Object werden dann durch das Wasser abgekühlt, welches man durch die Kammer strömen lässt. Aber auch bei einem solchen Verfahren werden grössere gefärbte

1) Die durch Zusammenschmelzen von Glasplatten mittelst Emailleglas hergestellten grösseren Cuvetten pflegen nach einiger Zeit zu springen, wenn man in ihnen eine Lösung von Eisensulfat stehen lässt.

2) Botan. Zeitung 1887, p. 31.

Objecte in Folge der Absorption der Lichtstrahlen leicht geschädigt, während eine zu hohe Erwärmung unterbleibt, wenn sich das Präparat in einer grösseren Wassermenge befindet, in welcher der Wechsel des umspülenden Wassers und damit die Abkühlung des Präparates besser und schneller vor sich geht, als in der dünnen Wasserschicht unter dem Deckglas. Bei der Besprechung der projectiven Vorführung der Zuwachsbewegung werden wir noch hören, dass z. B. Blattspitzen, die sich in einer mit Wasser gefüllten Cüvette befinden, in dem Brennpunkt der Sammellinse nicht geschädigt werden. Uebrigens muss in diesen und ähnlichen Fällen der von Zeiss gefertigte achromatische Condensor mit grossem Focalabstand benutzt werden.

Bei einem Abstand der Projectionsfläche von 4—4½ m erhält man noch mit Systemen (Wasser- oder Oelimmersion) von 2—1,7 mm Brennweite, unter Benutzung des Zeiss'schen Projectionsocular 2*, also bei einer 4000—5000fachen Vergrösserung gute und lichtstarke Bilder. Mit Hilfe von Projectionsocular 4 kann man sogar noch bei 8000—10000facher Vergrösserung projiciren, jedoch fallen dann aus bekannten Gründen die Bilder nicht sehr scharf aus.

Für die Mikroprojection ist im Allgemeinen ein Abstand der Projectionsfläche von 3—4½ m am günstigsten, während bei der Makroprojection eine weitere Vergrösserung des Abstandes gewisse Vortheile gewährt. Da sich indess sehr wohl mit 4½ m Abstand auskommen lässt, so verzichtete ich auf eine weitere Abrückung des Apparates, die in meinem Hörsaal in bequemer Weise nicht ausführbar war.

Bei diesem Abstand erhalte ich mit Objectiven von 200, 150 und 100 mm Brennweite eine ca. 20-, 30- und 40fache Vergrösserung. Für die mittleren Vergrösserungen dient ein besonderer Träger, der für verschiedene Zwecke, u. A. auch für die Aufnahme eines kurzen Tubus und von Mikroskop-Objectiven geeignet ist, die in dieser Weise dann benutzt werden, wenn sich das Mikroskopstativ weniger gut anwenden lässt. Dieses ist bei mir auf einer soliden Fussplatte fixirt, die, ebenso wie die übrigen Apparate, der optischen Bank aufgesetzt wird. Auf diese Weise nimmt das Auswechseln nicht mehr Zeit in Anspruch, als eine seitliche Verschiebung des Mikroskopes, die ich deshalb aufgab, weil das im Apparate verbleibende Mikroskop bei den experimentellen Hantirungen öfters hinderlich war. Auf dem drehbaren Tisch des Projections-Mikroskopes ist eine Schlittenführung angebracht, in welche Halter für

kleine Cüvetten etc., sowie Präparatenträger eingeschoben werden, auf denen die zu demonstrirenden Präparate zuvor in die richtige Lage gebracht sind.

Da es unnatürlich aussieht, wenn eine Pflanze auf dem Kopf steht, wenn Gasblasen herabfallen u. s. w., so habe ich für eine Wiederaufrichtung des Bildes dadurch gesorgt, dass ich bei der Makroprojection die aus dem Projectionssystem austretenden Strahlen ein bildumkehrendes grosses Prisma passiren lasse. Bei der Mikroprojection wird ohnehin die Bildumkehrung durch die Anwendung des Oculars wieder aufgehoben.

Die Aufstellung des Apparates muss natürlich den gebotenen Verhältnissen angepasst werden. Ich war darauf angewiesen, den Apparat vor die vorderste Sitzreihe des amphitheatralischen Hörsaales zu stellen und die Strahlen über den Experimentirtisch hinweg gegen die Tafelwand zu richten. Durch einfaches Heraufschieben der Wandtafel wird die etwas über 3 m breite Wandfläche freigelegt. Auf dieser ist in üblicher Weise aus Gyps die Projectionsfläche hergestellt, die, wenn nöthig, durch einen Gyps-Magnesiaanstrich renovirt wird.

Bei einer solchen Aufstellung musste ich darauf bedacht sein, dass den hinter dem Apparat Sitzenden die Aussicht nicht versperrt wird. Da sich nun herausstellte, dass es praktisch nichts ausmacht, wenn die Achse des bilderzeugenden Strahlenkegels die Projectionsfläche in einem Winkel von 60—70° trifft, so konnte ich den Apparat dementsprechend tiefer stellen. Die gewünschte Neigung der Strahlen wird bei der Mikroprojection (ebenso bei dem Kinematographen) erreicht, indem die in Charnieren bewegliche Tischplatte, auf welcher der Apparat befestigt ist, um 20—30° gehoben und in dieser Lage durch Keile fixirt wird. Bei der Makroprojection wird dagegen die erforderliche Neigung des Strahlenkegels in bequemer Weise durch eine entsprechende Drehung des bildumkehrenden Prismas hergestellt.

Für die Mikroprojection kommt nur durchfallendes Licht in Betracht, während für eine schwache Vergrösserung (10—20fach) auch die Projection mit auffallendem Licht zur Verfügung steht. Mit dem von Zeiss[1]) verbesserten Episkop lassen sich in der

1) Episkope werden übrigens seit Jahren von Plössl & Co. in Wien geliefert. Mit einem von dieser Firma gebauten Apparate wurden u. a. von Professor Stricker im Jahre 1886 während der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Berlin episkopische Projectionen mit Erfolg vorgeführt.

That Zeichnungen, sowie körperliche Gegenstände von geringer Tiefenausdehnung (von pflanzlichen Objecten, z. B. Flechten, Blätter, grössere Blüthen, Blüthenstände u. s. w.) sehr schön projiciren. Für die Demonstration der vitalen Vorgänge ist indess die praktisch zulässige Vergrösserung zumeist ungenügend. Aber selbst wenn die Vergrösserung ausreicht, wie z. B. für die Darstellung der Reizbewegungen von *Mimosa pudica*, habe ich die Projection mit durchfallendem Licht im Allgemeinen vortheilhafter befunden, obgleich diese nur Schattenbilder liefert. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass für die Vorführung bestimmter Lebensvorgänge die episkopische Projection den Vorzug verdient.

II. Projection bei starker Vergrösserung (Mikroprojection).

Schwärmbewegungen.

Zur Demonstration der Schwärmbewegung sind alle Organismen zu gebrauchen, die nicht zu klein sind und die die intensive Beleuchtung im Sammelpunkt der Lichtstrahlen vertragen. Besonders geeignet ist *Pandorina morum*, die bei ihrer erheblichen Grösse schon bei mässiger Vergrösserung (500 – 1000fach) auch den entferntest sitzenden Zuhörern in einem grossen Hörsaal deutlich sichtbar wird und die ferner (in dem durch Wasser und Eisensulfat filtrirten Licht) während längerer Zeit ($^1/_4$ – $^1/_2$ Stunde) ihre Bewegungsthätigkeit bewahrt.

Ausserdem haben sich einige nicht näher bestimmte Arten von *Chlamidomonas* und *Phacus*, sowie *Euglena viridis* als brauchbar erwiesen, bei deren projectiven Vorführung indess eine ansehnlichere Vergrösserung nothwendig ist. Dagegen gehen *Chlamidomonas pulvisculus*[1]) und *Eudorina elegans* unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen[2]) so schnell zu Grunde, dass sie für Projectionszwecke nicht geeignet sind. Gleiches gilt für die ansehnlichen Schwärmsporen von *Vaucheria*, die bei intensiver Beleuchtung

---

1) Wenigstens stimmte die Diagnose dieser Art mit der benutzten Species. Uebrigens scheint die Lichtempfindlichkeit je nach den Entwickelungsstadien und den Kulturbedingungen bei dieser wie bei anderen Pflanzen erheblich zu variiren.

2) Da nicht die Erwärmung, sondern die Lichtstrahlen schädlich wirken, erhält man dasselbe Resultat auch dann, wenn das Präparat in der früher angegebenen Weise noch besonders abgekühlt wird.

schnell zur Ruhe kommen. Es gelang deshalb bisher auch nicht, im Projectionsbild das Ausschlüpfen dieses Schwärmers aus dem Zoosporangium vorzuführen.

Da *Pandorina* nicht jederzeit zur Verfügung steht, so ist man öfters auf die Benutzung anderer Objecte angewiesen. Von den genannten Objecten lassen sich die *Chlamidomonas*-Arten in bekannter Weise kultiviren und *Euglena viridis* wird wohl überall in genügender Menge zu erhalten sein.

Ausser diesen grünen Organismen pflege ich Infusorien zu verwenden, von denen man *Paramecium aurelia* leicht in grosser Menge erhält, wenn man Heu in einem Becherglas mit Wasser übergiesst und 8—14 Tage lang bei mässiger Beleuchtung stehen lässt. Dieses flinke *Paramecium* erscheint bei 300—1000facher Vergrösserung in genügender Grösse und in sehr schneller Bewegung im Projectionsbild. Auch tritt das ungefärbte Infusorium mit aller Schärfe hervor, wenn die Beleuchtung durch entsprechende Verengung der Condensorblendung richtig regulirt wird. Es ist deshalb auch nicht nöthig, mit Methylenblau zu färben, das in ansehnlicher Menge in den Vacuolen gespeichert wird, wenn man die Paramecien in Wasser bringt, das 0,001—0,005 % Methylenblau enthält. Immerhin wird durch die Färbung das Hervortreten des *Paramecium* erheblich gefördert.

In allen Fällen werden die Präparate in üblicher Weise hergestellt, indem ein den Organismus enthaltender Wassertropfen mit einem Deckglas bedeckt wird, das auf zwei schmale Streifchen aus Schreibpapier zu liegen kommt. Damit dauernd eine grössere Zahl von Objecten im Gesichtsfeld herumschwärmt, müssen in dem Wasser sehr zahlreiche Individuen vorhanden sein. Um dieses zu erreichen, nimmt man mit der Pipette den Flüssigkeitstropfen aus der Ansammlung, die man bei den phototactisch empfindlichen Organismen durch einseitige Beleuchtung erhält, während sich das sauerstoffbedürftige *Paramecium* an der Oberfläche der Kulturflüssigkeit anhäuft. Sorgt man bei der Operation mit *Paramecium* dafür, dass sich unter dem Deckglas winzige Häufchen von verwesenden Substanzen befinden, so kann man zugleich die Ansammlung des Infusoriums um solche Massen demonstriren[1]). Wenn man das Deckglas unmittelbar vor der Benutzung des Präparates

---

1) Vergl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 618; Jennings, Journal of Physiol. 1897, Bd. 21, p. 320

auflegt, so tritt bei Anwesenheit sehr zahlreicher Infusorien während der Projectionszeit kein Sauerstoffmangel ein. Auch ist dann *Euglena viridis* zunächst auf das beste beweglich und erst nach einiger Zeit beginnt an einzelnen oder zahlreichen Individuen die metabolische Abrundung und die Bildung des Ruhezustandes.

Steigert man die Beleuchtung in genügendem Maasse, so pflegen die genannten Organismen mehr oder minder auffällig das Gesichtsfeld zu fliehen. In wie weit dieses allein durch die Lichtstrahlen oder auch durch die Erwärmung verursacht wird, habe ich nicht zu entscheiden versucht. Jedenfalls lässt sich aber in sehr lehrreicher Weise durch Erwärmung der Tod herbeiführen, indem man die Flasche mit Eisensulfat entfernt, nachdem zuvor für starke Lichtentwickelung der Lampe und für gute Concentration der ausgesandten Strahlen gesorgt ist. Man sieht dann fast augenblicklich die Bewegungen der Schwärmer langsamer und unregelmässiger werden und sehr bald sinken die abgetödteten Organismen zu Boden, fallen also im Gesichtsfeld herab, wenn unter Zuhilfenahme des Oculars projicirt wird.

Galvanotaxis.

Paramecium aurelia ist auch sehr geeignet für die Vorführung der Galvanotaxis, also einer tropistischen Reizbewegung eines freibeweglichen Organismus. Da es sich hier nur um die Technik der Projection handelt, so muss in Bezug auf die galvanotactischen Eigenschaften und den Nachweis dieses Reactionsvermögens auf die bezügliche Literatur verwiesen werden[1]). Für meine Zwecke wird der zum Versuche dienende Objectträger *o* mit Hilfe einer einfachen Klemmvorrichtung (*k*) auf dem Holzklotz *h* (Fig. 1 A) in verticaler Stellung fixirt. Auf dem Objectträger sind zwei Leisten (*p*) aus gebranntem porösen Thon (Thonzellenmaterial) mit Harzkitt befestigt und unten durch einen Streifen Kittmasse (*f*) so vereinigt, dass nach Auflegen eines Deckglases eine sehr flache Cüvette entsteht, welche die *Paramecium*-reiche Flüssigkeit aufzunehmen hat. Durch das genügende Abschleifen der Thonleiste erreicht man, dass die Flüssigkeit nur eine sehr dünne Schicht bildet. Auch gelingt es bei guter Herstellung leicht, das Deckglas, nöthigenfalls mit Hilfe von etwas Klebwachs, so aufzulegen, dass in der ab-

1) Siehe z. B. Verworn, Allgemeine Physiol., II. Aufl. 1897, p 460, und die an dieser Stelle citirte Literatur.

gebildeten Verticalstellung keine Flüssigkeit ausfliesst. Die Fixirung des Deckglases wird noch begünstigt, indem man die Thonleiste (*p*) in der durch die Fig. 1B gekennzeichneten Weise abschleift. Die über der Rinne hervorstehende Partie der Thonmasse dient zur Anlegung der unpolarisirbaren Elektroden (*e* und *e'*), die an den biegsamen Bleiröhren (*a* und *a'*) befestigt sind und mit Hilfe dieser in die gewünschte Lage gebracht werden. Der elektrische Strom wird durch die Drähte *b* und *b'* zugeführt, die durch die Polschrauben *c* und *c'* und die Drähte *d* und *d'* mit der Stromquelle

Fig. 1A.

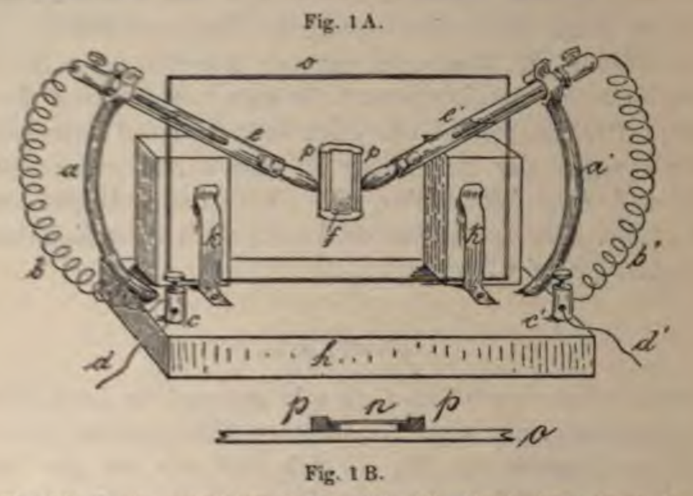


Fig. 1B.

Fig. 1A: ½ der natürlichen Grösse. Fig. 1B: Durchschnitt durch den Objectträger *o* und die Thonleisten *p*, *n* das Deckglas.

verbunden sind. Als solche pflege ich hintereinander geschaltete Accumulatoren bei 10—15 Volt Spannung, nöthigenfalls unter Einschaltung eines entsprechenden Widerstandes zu verwenden.

Der Apparat Fig. 1A wird an der geeigneten Stelle im Projectionsapparat auf einem verschiebbaren und verstellbaren Tischchen aufgestellt. Um eine grössere Fläche zu übersehen, benutze ich zur Projection ein schwaches Objectiv (12 mm ohne Ocular, eventuell auch mit Ocular 2*), das mit Hilfe des p. 715 erwähnten Trägers dem Deckglas entsprechend genähert wird. Beleuchtet wird wie bei der Projection von Diapositiven, jedoch wird das Licht naturgemäss auf eine kleinere Fläche concentrirt. Man thut gut, den Objectträger mit Ausnahme des zu beleuchtenden Theiles auf der Rückseite mit schwarzem Papier zu bedecken oder schwarz anzustreichen.

Während sich die Paramecien, so lange der Strom unterbrochen ist, nach allen Richtungen bewegen und demgemäss gleichmässig vertheilen, tritt bei Schliessung des Stromes sogleich eine auffallende Reaction ein. Man beobachtet dann im Projectionsbild, dass die Bewegung aller Individuen sogleich nach dem einen Pole, nach der Kathode, gerichtet ist. Auf diese Weise sind schon nach wenigen Secunden alle Paramecien von der Anode verschwunden und in kurzer Zeit ist die Gesammtheit der Individuen an der Kathodenseite, wie Fische um einen Köder, zusammengedrängt. Wird nun durch Umlegen der in den Stromkreis eingeschalteten Wippe die Richtung des Stromes umgekehrt, so eilen sogleich die versammelten Paramecien von der jetzigen Anode hinweg und schwimmen in dichtgedrängten Schaaren quer durch das Gesichtsfeld nach der Kathodenseite. Man kann dieses Spiel beliebig wiederholen und ferner durch schnellen Stromwechsel erzielen, dass die Bewegungsrichtung fortwährend umgekehrt wird und dass das Infusorium in eine hin- und herzuckende Bewegung geräth. Nach Unterbrechung des Stromes stellt sich aber sogleich wieder die allseitig gerichtete Bewegung und nach einiger Zeit die gleichmässige Vertheilung der Paramecien her.

Der beschriebene Versuch lässt sich auch mit *Pandorina morum* anstellen, die ebenfalls sehr schön, jedoch, weil sie nicht so flink ist, nicht so schnell wie *Paramecium* und andere schnell bewegliche Infusorien reagirt. Da *Pandorina*, ebenso wie gewisse Infusorien (vergl. Verworn, l. c. p. 462) entgegengesetzt reagirt wie *Paramecium*, sich also an der Anodenseite ansammelt, so tritt ein Wandern nach entgegengesetzter Richtung ein, wenn ein constanter Strom durch ein Gemisch von *Paramecium* und *Pandorina* geleitet wird. Dadurch wird zugleich anschaulich erwiesen, dass es sich in diesem Erfolge um eine orientirende physiologische Reizreaction, aber nicht um eine mechanische Fortführung durch den elektrischen Strom handelt. Gleiches geht überzeugend auch daraus hervor, dass todte Paramecien nicht reagiren. Mischt man todte Paramecien bei, so sinken diese vermöge ihres specifischen Gewichtes herab, verhalten sich also völlig indifferent, während die lebenden auf das schönste galvanotactisch reagiren.

Von den verschiedenen tropistischen Reactionen der schwärmenden Organismen ist zur Vorführung mit dem Projectionsapparat am besten die Galvanotaxis geeignet. Denn durch die intensive Beleuchtung wird die phototactische Sensibilität abgestumpft. Schwär-

mende vegetabilische Organismen von genügender Grösse, die sehr energisch chemotactisch reagiren, sind aber bis dahin nicht bekannt[1]), Samenfäden, sowie Bakterien sind wegen ihrer geringen Grösse ungeeignet. Uebrigens wird durch die p. 718 erwähnte Ansammlung von *Paramecium* um organische Massen ebenfalls eine orientirende Reizwirkung demonstrirt, die nach Jennings (l. c.) wesentlich durch die anlockende Wirkung der Kohlensäure bewirkt wird. Ebenso wird durch das früher (p. 719) erwähnte Fliehen der Organismen aus dem intensiven Lichte eine Reizreaction angezeigt.

Protoplasmaströmung.

Bis dahin habe ich noch kein Object kennen gelernt, mit dem man die Protoplasmaströmung in wirklich zufriedenstellender Weise dem ganzen Zuhörerkreis vorführen kann Jedoch gelingt dieses einigermassen bei Verwendung der Zellen des Blattes von *Vallisneria spiralis* und des Nodiums von *Chara* (*fragilis*, *stelligera* etc.). Wenn man nämlich an Schnitten aus dem unteren Theile eines kräftigen Blattes von *Vallisneria* oder aus den mittelalten Knoten von *Chara* die möglichst grossen, strömenden Zellen aussucht, die (was nicht immer der Fall ist) grössere Stärkekörner führen, so erhält man bei 5000—8000facher Vergrösserung (Projection auf 4 m Distanz mit Wasserimmersion 1,7 mm oder Oelimmersion 2 mm und Ocular 2* oder 4) ein Bild, in dem auf grössere Entfernung die Fortführung der Stärkekörner im Rotationsstrom erkennbar ist. Bei einer solchen Vergrösserung kann man aber in grosser Entfernung aus guten Gründen in einem feinkörnigen Protoplasma keine Bewegung wahrnehmen.

Wirft man aber mit den oben erwähnten optischen Mitteln das Bild auf einen Schirm, der ca. 80—100 cm von dem Projectionsocular entfernt ist, so tritt bei richtiger Beleuchtung und Abblendung der Bau der Zelle und somit auch die Protoplasmabewegung fast ebenso deutlich hervor, wie bei der mikroskopischen Betrachtung. Um die Plasmaströmung schöner sichtbar zu machen projicire ich deshalb in dem angegebenen Abstand die sehr schnell strömenden Zellen aus dem Nodium von *Chara* auf einen Papierschirm von ca. 40 cm Breite und Höhe. Den Zuhörern ist dann Gelegenheit

---

1) Pfeffer, Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen 1888, Bd. II, p. 582.

geboten, vor und nach der Vorlesung näher heranzutreten. Da bei Verwendung von transparentem Papier (das in einem Holzrahmen aufgespannt ist) das Bild auf beiden Seiten erscheint, und zudem auf einige Entfernung deutlich ist, so ist es gleichzeitig einer grösseren Zahl von Zuschauern zugänglich und kann somit sogar bei einem grossen Auditorium von jedem Zuhörer betrachtet werden. Die zu dieser Projection nöthige Beleuchtung wird von den genannten Präparaten $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde ertragen.

In der soeben beschriebenen Weise lassen sich auch feinere Structuren demonstriren. So treten u. A. an fixirten und gefärbten Präparaten die Kerntheilungsvorgänge mit aller Klarheit hervor, die bei einer Projection auf 4 m Abstand (Vergrösserung 5000 bis 8000) nicht scharf genug ausfallen und deshalb auf grössere Entfernung nicht oder doch nicht gut gesehen werden. Ebenso kommen z. B. tingirte Bakterien, sowie andere kleine Organismen weit besser in der Nahprojection zur Geltung.

Man würde natürlich die Protoplasmaströmung in einer für den ganzen Hörsaal sichtbaren Weise projiciren können, wenn genügend grosse und lebhaft bewegte Objecte zur Verfügung ständen. Leider ist es mir aber z. B. nicht gelungen, zu erreichen, dass in den Internodien oder Blättern von *Nitella* und *Chara* die Chlorophyllkörner in das strömende Protoplasma übertreten und von diesem mitgerissen werden. Das Plasmodium der Myxomyceten ist zu lichtempfindlich[1]) und geht deshalb in der intensiven Beleuchtung des Projectionsapparates selbst dann schnell zu Grunde, wenn man den Lichtkegel durch eine Lösung von Kaliumbichromat passiren lässt, also die stärker brechbaren Strahlen ausschaltet. Jedoch lässt sich bei mässiger Vergrösserung (300 – 600fach) und möglichst schwacher Beleuchtung demonstriren, dass durch Licht das Einziehen und der Zerfall der Stränge verursacht wird, dass ferner intensive Beleuchtung schnell tödtlich wirkt.

Plasmolyse.

Zur Vorführung der Plasmolyse benutze ich gewöhnlich dickfädige Arten von *Spirogyra*, die in einer Uhrschale zunächst in 10procentige und nach $^1/_2$ Stunde in 15—20procentige Rohrzuckerlösung gebracht werden. In dieser Lösung ist etwas Congo-

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., I. Aufl., Bd. II, p. 386.

roth gelöst, um eine Färbung und dadurch ein schärferes Hervortreten der Zellwand im Projectionsbild zu erzielen. Bei einer 2500—5000fachen Vergrösserung (Wasserimmersion 1,7 mm ohne und mit Ocular 2*) ist die Plasmolyse im ganzen Hörsaal sichtbar. Durch Entfernung der Eisensulfatlösung im Projectionsapparat wird dann die Tödtung durch Wärme bewirkt (vergl. p. 714). Diese giebt sich dadurch kund, dass der contrahirte Protoplast plötzlich erheblich an Volumen zunimmt, darauf zerplatzt und zu einer kleineren unregelmässig contourirten Masse zusammenschrumpft.

Bringt man den Faden einer *Spirogyra* in der mit Congoroth gefärbten 10proc. Zuckerlösung zur Einstellung, so lässt sich auch der Eintritt und das Fortschreiten der Plasmolyse demonstriren, indem man die Flüssigkeit unter dem mit Wachs fixirten Deckglas in geeigneter Weise durch eine 20—25 proc. Rohrzuckerlösung verdrängt.

Da in manchen dickfädigen Arten von *Spirogyra* die Mehrzahl der Zellen durch Plasmolyse zu Grunde geht, so muss man das geeignete Material durch den Versuch ermitteln. Uebrigens sind zu dem Experiment auch gewisse dickfädige Arten von *Cladophora* brauchbar. Dagegen pflegt in *Chara* und *Nitella* die Plasmolyse nur unregelmässig einzutreten und den Tod des Protoplasten herbeizuführen.

Zuwachsbewegung.

Zwar kann man bei starker Vergrösserung die ganze Pflanze nicht projiciren, doch lässt sich die Wachsthumsthätigkeit der Pflanze durch das Fortrücken der Spitze[1]) mit dem Projectionsapparat vorführen. Zu diesem Versuche benutze ich das erste Laubblatt eines Keimlings von *Hordeum vulgare*, an dem dieses Blatt 8—12 mm aus dem Scheidenblatt (der Coleoptile) hervorgetreten ist (vergl. Fig. 2 *c*). In diesem Entwickelungsstadium wird der in Sägespänen erzogene Keimling in eine Cüvette gebracht, die ganz aus Glas, oder mit Hilfe eines Metallrahmens hergestellt ist (Fig. 2 in ½ der natürl. Grösse). In beiden Fällen besitzt die eine Wand einen Ausschnitt, der durch ein Deckglas (*b*) von 0,2—0,25 mm Wandstärke geschlossen ist, das auf der Innenseite dieser Wand mit Canadabalsam aufgekittet wird. Die Pflanze wird so eingesetzt, dass das Blatt in die durch die Figur gekenn-

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., I. Aufl., Bd. II, p. 80.

zeichnete Lage kommt, in der das zu beobachtende Blatt dem Deckglas thunlichst anliegt. Bei der Einführung ist ein Verletzen des Wurzelsystems und ebenso anderer Theile der Pflanze zu vermeiden, die durch Watte in der gewünschten Stellung in der Cüvette fixirt wird. Diese wird dann bis zu dem Samen mit Wasser versehen und 3—5 Stunden in einem dampfgesättigten Raum von 28° C. gehalten. Darauf, d. h. unmittelbar vor der Projection, wird die Cüvette bis gegen den oberen Rand mit Wasser von 28° C. angefüllt.

Nunmehr wird die Cüvette auf dem Tisch des Projectionsmikroskopes derart befestigt, dass das Deckglas gegen das Objectiv gerichtet ist und dass die Spitze des Blattes zur Abbildung kommt. Diese Befestigung geschieht mit Hilfe eines kleinen Halters, der in die p. 715 erwähnte Schlittenführung auf dem Tisch des Mikroskopes eingeschoben und festgeklemmt wird. Die genaue Einstellung wird durch den beweglichen Objecttisch hergestellt. Sofern die Säule des umgelegten Mikroskopes die Verticalstellung der ziemlich langen Cüvette verhindert, muss jene in eine seitliche Lage gebracht werden. Dieses geschieht durch eine einfache Drehung bei denjenigen Mikroskopen, deren Oberkörper um die eigene Achse drehbar ist.

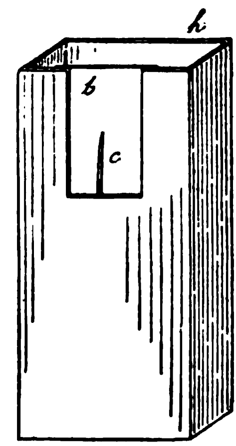


Fig. 2.

Damit der Brennpunkt des Condensors mit grossem Focalabstand auf das abzubildende Object eingestellt werden kann, darf der Abstand zwischen Deckglas (*b*) und der Aussenseite der Hinterwand (*h* Fig. 2) nicht mehr als 7—8 mm betragen. Um zugleich einen möglichst ansehnlichen nutzbaren Innenraum zu gewinnen, ist zu der Hinterwand dünnes (ca. 0,7 mm starkes) Glas verwandt. Diese Scheibe wird mittels Siegellack als Hinterwand auf den Zinkrahmen befestigt, während die Vorderwand, abgesehen von dem Ausschnitt für das Deckglas, aus Metall besteht. Wird das Metall gut lackirt, so sind diese Cüvetten für unseren Zweck ebenso gut als solche, die durch Zusammenschmelzen von Glasscheiben mit Emailleglas hergestellt wurden.

Beleuchtet wird ebenso wie bei jeder Mikroprojection. Da aber in diesem Falle das Object mit viel Wasser umgeben ist, so ist die Einschaltung der Eisensulfatlösung selbst dann nicht nöthig,

wenn der Strom auf 40 Ampère gesteigert wird. Zur Projection benutze ich die Zeiss'sche Wasserimmersion D*, die bei ansehnlichem Focalabstand eine kurze Brennweite (4,3 mm) besitzt. Da dieses System mit Ocular 4, bei einem Abstand der Projectionsfläche von 4 m, eine ca. 3700fache Vergrösserung liefert, so wird im Projectionsbild die Spitze der Pflanze in einer Minute um 61 mm fortrücken, wenn der Gesammtzuwachs des Objectes in einer Stunde 1 mm beträgt. Eine solche Schnelligkeit wird in der That zuweilen an unserem Versuchsobject beobachtet, das gewöhnlich eine Fortbewegung der projicirten Blattspitze um 30—50 mm ergiebt. Auch diese Bewegung reicht aus, um das Gras wachsen zu sehen, besonders dann, wenn man die Spitze gegen eine benachbarte feste Marke vorrücken lässt. Eine solche Marke stelle ich durch den Schatten her, den ein matter Metalldraht liefert, der zwischen Ocular und Projectionsfläche aufgestellt ist. Mit Hilfe des beweglichen Objecttisches wird das Schattenbild der Blattspitze entsprechend eingestellt und man kann so wiederholt verfolgen, wie die Spitze der Schattenmarke sich nähert und über diese hinauswächst. Bei solcher Wiederholung tritt nicht selten ganz deutlich die Oscillation der Zuwachsschnelligkeit hervor, die zuweilen sogar für einige Minuten zum Stillstand kommt. Bei näherer Betrachtung lässt sich auch unmittelbar das unregelmässige und zuweilen stossweise Vorrücken der Spitze erkennen.

Zur Erzielung eines möglichst schnellen Wachsens muss eine günstige Temperatur (28° C.) nicht nur zu Anfang hergestellt, sondern auch während der Versuchsdauer erhalten werden. Ich sorge deshalb für Erwärmung des Objecttisches und der auf diesem befindlichen Cüvette dadurch, dass ich gegen den Tisch des Mikroskopes und gegen die Cüvette den warmen Luftstrom leite, der aus einer Metallhülse aufsteigt, in welcher eine cylindrische elektrische Glühlampe die Wärme liefert. In diesem geschwärzten Rohre sind partielle Scheidewände so angebracht, dass das Hervortreten von Lichtstrahlen verhindert wird. Um auf einen guten Erfolg der Demonstration mit Sicherheit rechnen zu können, ist es gerathen, einige Cüvetten zu beschicken und kurze Zeit vor der Vorführung durch eine Probeprojection das am besten wachsende Object zu ermitteln. Durch ein entsprechendes Abgiessen des Wassers wird dann dafür gesorgt, dass die oberirdischen Theile der Pflanze während der Zwischenzeit von Luft umspült sind. Zunächst wird aber durch das Bedecken mit Wasser die Wachsthumsthätigkeit unseres Versuchsobjectes nicht beeinträchtigt.

Ebenso wie *Hordeum* lassen sich auch *Avena*, *Triticum* u. s. w. verwenden. Auch das Wachsthum der Keimwurzel von *Vicia faba* lässt sich im Projectionsbild vorführen. Da indess die Wurzelspitze mit der abblätternden Haube ein minder scharf begrenztes Bild liefert, so ist die Benutzung des Blattes der Keimpflanze von *Hordeum* vorzuziehen. Versuche mit dem schnell wachsenden *Phycomyces* lieferten offenbar deshalb kein befriedigendes Resultat, weil die intensive Beleuchtung, die in diesem Falle die apicale Wachsthumszone trifft, die Wachsthumsthätigkeit beeinträchtigt. Insofern besteht bei *Hordeum* der Vortheil, dass nicht die beleuchtete und projicirte Spitze, sondern die tiefer liegenden Blatttheile wachsthumsthätig sind.

Wachsthum einer Niederschlagsmembran.

An dieser Stelle mag auch auf das Wachsthum der Niederschlagsmembranen hingewiesen werden, das immerhin geeignet ist, um darzuthun, dass, analog wie in einem nackten Protoplasten, durch einen Ueberdruck eine Volumzunahme und ein Flächenwachsthum der umgrenzenden Membran erzielbar ist. Um diesen Vorgang im Projectionsbild vorzuführen, bringe ich in eine parallelwandige Cüvette (Fig. 3), die mit 3 proc. Lösung von Ferrocyankalium gefüllt ist, eine in eine Capillare ausgezogene Glasröhre (*e* in Fig. 3), die mittelst des Korkes *c* fixirt und soweit eingetaucht wird, dass das Niveau der in der Glasröhre enthaltenen 3 proc. Kupfersulfatlösung in die aus der Fig. 3 ersichtliche Lage kommt. Nach der Einstellung des Projectionsbildes stellt man durch Zugabe von Kupfersulfatlösung einen Ueberdruck her und bewirkt hierdurch das eruptionsartige Wachsen dieser Niederschlagsmembran (*d*)[1]. Zur projectiven Vorführung genügt eine 20 – 40 fache Vergrösserung. Sollte die Abgrenzung der Zelle zu wünschen übrig lassen, so kann man den Fehler durch Färbung der Kupfersulfatlösung mit Indigcarmin verbessern. Durch den Baumwollen-

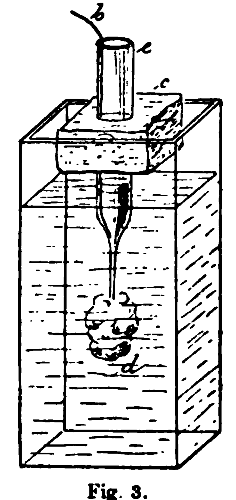


Fig. 3.
½ der natürl. Grösse.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. I, p. 90.

faden *b* wird das langsame Herabfliessen der Kupfersulfatlösung begünstigt, die man aus einer feinen Pipette in die Glasröhre *e* fliessen lässt.

Krümmungsbewegungen.

Durch die genügend vergrössernde Projection lässt sich natürlich auch die Bewegung sichtbar machen, welche die Spitze eines Sprosses, Blattes etc. in Folge der Krümmung des Organes ausführt. Auf diese Weise kann man in der That schon bei mässiger Vergrösserung z. B. die Wirkung der geotropischen Krümmungsthätigkeit an Keimpflanzen oder die autonomen Pendelbewegungen der Blättchen vom *Trifolium pratense* vorführen. Man hat indess keine Veranlassung, diese Methode praktisch anzuwenden, da sie kein anschauliches Bild von den Bewegungsvorgängen giebt, die an anderen Objecten und mit anderen Methoden in lehrreicher Weise demonstrirt werden können (vergl. fernerhin Oeffnen der Blüthen und kinematographische Projection).

Auch die Projection der sich schnell bewegenden Seitenblättchen von *Hedysarum gyrans*[1]) macht gewisse Schwierigkeiten, da die Blättchen eine elliptische Bahn beschreiben und deshalb bei einer 70—120fachen Vergrösserung in störender Weise aus der Einstellungsebene rücken. In noch höherem Grade ist das natürlich bei der Circumnutation der Schlingpflanzen der Fall, deren zudem langsame Bewegung sich nicht gut im Projectionsbild vorführen lässt.

Dagegen eignen sich stark bewegte Oscillarien zu Projectionsversuchen. Im günstigen Falle macht sich bei einer 2000—4000-fachen Vergrösserung (Trockensystem 2 mm ohne und mit Ocular 2) ein so lebhaftes Hin- und Herbiegen der Fäden bemerklich, dass man an ein wogendes Aehrenfeld erinnert wird. Leider findet man nicht immer schön bewegte Arten oder Entwickelungszustände. Auch ist noch unbekannt, warum eine Bewegung, die nach dem Auflegen des Deckglases sehr lebhaft ist, nach einiger Zeit erheblich nachlässt.

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiol., I Aufl., Bd. II, p. 192.

III. Projection bei schwacher Vergrösserung (Makroprojection).

Reizbewegungen von *Mimosa pudica* u. s. w.

Zur Projection der Reizbewegung von *Mimosa* genügt eine 20fache Vergrösserung, also ein Objectiv von 200 mm Brennweite, das auch Gegenstände von einiger Tiefe in praktisch brauchbarer Weise abbildet. Man kann in der That an dem Schattenbilde die Reizbewegungen der Blättchen, sowie der secundären und primären Blattstiele und somit die Fortleitung des Reizes gut verfolgen, wenn man ein Endblättchen des Fiederstrahles durch Brennen mit Sprengkohle reizt. Dass man zu dem Versuche kleinere Pflanzen nehmen muss und wie diese im Apparate aufzustellen sind, bedarf keiner besonderen Auseinandersetzungen. Ebenso ist klar, dass sich der allmähliche Rückgang der Reizbewegung darthun lässt, indem man die Beleuchtung unterbricht und die Objecte nach 10—15 Minuten wiederum beleuchtet und projicirt.

An Stelle von *Mimosa pudica* lässt sich die in den botanischen Gärten verbreitete *Mimosa Spegazinii* benutzen, die im Winter leichter in einem guten Zustand zu haben ist, wenn man im Herbst Stecklinge ansetzt. Mit beiden Pflanzen lässt sich das Experiment auch am Abend anstellen, indem man zwangsweise die Tagstellung herbeiführt. Wenn ich z. B. im Winter um 5 Uhr projiciren will, so werden die Pflanzen von 12 Uhr Mittags ab verdunkelt und bei 10—12° C. gehalten. Werden sie dann um 4 Uhr mit zwei Auerbrennern beleuchtet, so sind sie schon vor 5 Uhr in volle Tagstellung übergegangen. Um eine gute Reaction zu erhalten, muss natürlich der Hörsaal genügend warm sein, oder es muss für eine Erwärmung des Luftraumes im Projectionsapparate gesorgt werden.

Ein schönes Bild gewährt auch die Contractionsbewegung der Staubfäden der Cynareen (*Centaurea jacea, Cynara scolymus*). Um diese vorzuführen, wird der basale Theile der Einzelblüthe in Wasser gestellt, nachdem die Staubfäden durch Entfernung des oberen Theiles der Blumenkrone freigelegt sind[1]). Bei der Projection mit einer 100—200fachen Vergrösserung führen dann die sehr gross erscheinenden Staubgefässe bei der Berührung eine ansehnliche Contraction aus. Zur Projection bei einer solchen Vergrösserung ist, ausser anderen Systemen (Mikroplanare von Zeiss

1) Vergl. die Figuren in Pfeffer, Pflanzenphysiol., Bd II, p. 334.

u. s. w.), auch ganz gut die verbesserte aplanatische Lupe mit 6facher Vergrösserung (Mikroskopcatalog von Zeiss 79) zu gebrauchen, die bei 4 m Abstand eine ca. 130fache Vergrösserung liefert. Bei der Ausführung benutze ich den p. 715 erwähnten Objectivträger, während das präparirte Object mit Hilfe eines Stativtischchens auf der optischen Bank aufgestellt wird. Den zur Beleuchtung dienenden Strahlen, die in diesem Falle durch die Eisensulfatlösung gelenkt werden, ist durch eine Zusatzlinse eine genügende Convergenz zu geben.

Natürlich lassen sich auch die schnellen Reizbewegungen anderer Objecte wie z. B. die der Staubfäden von *Berberis*, der Narben von *Martynia* vorführen. Ebenso lässt sich bei schwächerer Vergrösserung im Projectionsbild u. A. zeigen, dass sich die Blättchen von *Oxalis* bei wiederholter Erschütterung langsam senken.

Reizbewegung der Ranken.

Die projective Darstellung der Reizbewegung der Ranken gelingt am besten, wenn man die Reaction unter Wasser vor sich gehen lässt. Zu diesem Zwecke fixire ich die Basis eines kurzen rankentragenden Sprossstückes in einem mit Wasser gefüllten Pulvergläschen (*c*, Fig. 4), das in eine mit Wasser gefüllte Cüvette (*a*)[1]) gestellt wird. Das Einsenken wird bequem mit Hilfe eines rechtwinklig gebogenen und lackirten Streifen aus Zinkblech (*l* in Fig. 4) ausgeführt, dessen unterer Schenkel eine Rille besitzt, in die das Gläschen eingeklemmt wird. Die Reizung wird mit dem kürzeren umgebogenen Ende des mässig dicken Glasstabes *e* bewerkstelligt, indem man, um eine energische Reaction hervorzurufen, zunächst eine Partie der Ranke *d* tüchtig reibt und dann den in die Korkplatte *b* eingeklemmten Glasstab in eine fixe Stellung bringt. Zur Steigerung der Reizwirkung ist das mit der Ranke in Berührung kommende Stück des Glasstabes

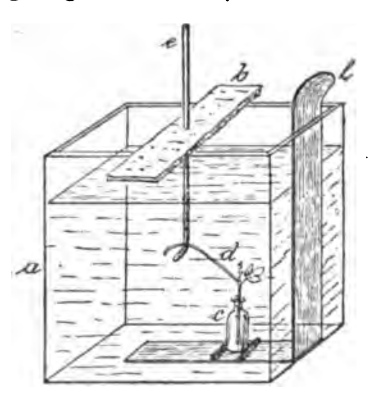


Fig. 4.
1/7 der natürl. Grösse.

1) Diese wird in derselben Weise wie ein Aquarium aus einem Metallrahmen und Spiegelglasscheiben hergestellt.

mit Hilfe von alkoholischer Schellacklösung mit feingeschlemmtem Smirgel oder Sand überzogen.

Da ich die Projection im Winter vornehme, so benutze ich gewöhnlich *Passiflora coerulea*, *foetida* etc., oder *Zehneria (Pilogyne) suavis*, jedoch können eben so gut andere Arten verwandt werden. Im Allgemeinen sind nicht allzu dünne Ranken vorzuziehen. Indem man dem Wasser eine Temperatur von 28—30° C. giebt, erhält man selbst mit einer nicht übermässig empfindlichen Ranke eine so schnelle Reaction, dass man bei 20facher Vergrösserung im Projectionsbild die Einkrümmungsbewegung der Ranke direct wahrnehmen kann.

Das Untertauchen des Versuchsobjectes hat, abgesehen davon, dass leicht eine optimale Temperatur herstellbar ist, den Vortheil, dass die Empfindlichkeit der Ranke nicht, wie es bei der Projection in Luft der Fall ist, durch die starke Transpiration herabgesetzt wird. Dabei wird unter Wasser zunächst die Reactionsfähigkeit der Ranke nicht wesentlich vermindert, sodass die Ranke von *Passiflora* ziemlich schnell ein bis zwei Windungen um die Stütze bildet. Der Umstand, dass selbst die völlig turgescente Ranke nach dem Uebertragen in Wasser eine leichte Einkrümmung auszuführen pflegt, hat für die Demonstration keine praktische Bedeutung.

Thermonastische Oeffnungsbewegung von Blüthen.

Die Schnelligkeit, mit der die Blüthen von *Crocus* und *Tulipa* auf eine Temperaturerhöhung reagiren[1]), ermöglicht die Vorführung dieser Oeffnungsbewegung im Projectionsbild. Zu diesem Experiment werden an einer kühl stehenden und geschlossenen Blüthe die Perigonzipfel bis au. zwei gegenüberstehende Zipfel entfernt (Fig. 5) Die so präparirte Blüthe wird mittelst eines durchbohrten Korkes auf ein mit Wasser gefülltes Pulvergläschen befestigt und einige Stunden bei 2—6° C. gehalten. Nunmehr wird das Gläschen mit der geschlossenen Blüthe, in der durch Fig. 4, p. 730 versinnlichten Weise in eine mässig grosse Luft enthaltende Cüvette (ca. 13 cm hoch und breit, und 5 cm tief) gestellt, die durch einen Deckel geschlossen wird. Diese Cüvette wird dann



Fig. 5.

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., I. Aufl., Bd. II, p. 270.

in eine grössere, im Projectionsapparat befindliche Cüvette gebracht, die soviel Wasser von 28—30° C. enthält, dass die kleinere Cüvette (auf die ein Gewicht gelegt wird) genügend tief eintaucht. In Folge der schnellen Erwärmung beginnt bald die Oeffnungsbewegung, die ziemlich bald so beschleunigt wird, dass man die Bewegung bei 20facher Vergrösserung unmittelbar wahrnimmt. Um die Bewegung noch besser hervortreten zu lassen, thut man gut, den durch einen Stab entworfenen Schatten als fixe Marke zu benutzen. Der gute Erfolg hängt wesentlich von dem richtigen Entwickelungsstadium eines gut reagirenden Objectes ab. Im Allgemeinen erhält man die besten Resultate mit *Crocus luteus* und mit verschiedenen Formen der Gartentulpe.

Die soeben behandelte Methode ist auch in anderen Fällen zu empfehlen, in welchen es auf Temperaturverhältnisse ankommt und der Aufenthalt in dampfgesättigter Luft wichtig ist, damit die im Projectionsapparat beleuchteten Objecte den für eine gute Actionsfähigkeit nothwendigen Turgor bewahren. Zur sofortigen Herstellung der Dampfsättigung bringe ich einige Streifen nasses Fliesspapier in die kleinere Cüvette. Damit das anfänglich kühle Wasser des Gläschens nicht beeinträchtigend wirkt, wird die Blüthe mitsammt dem Korke (Fig. 5) auf ein gleichartiges Glas umgesetzt, das Wasser von ca. 28° C. enthält.

Bewegungen durch Turgorwechsel und Gewebespannung.

Aus wachsenden Stengeln etc., die eine genügende Gewebespannung besitzen (z. B. aus Blattstielen von *Melianthus major*, *Richardia aethiopica*, Blüthenstielen von *Helleborus viridis*) wird durch tangentiale Längsschnitte die Rinde an zwei Flanken entfernt. Die so erhaltene dicke Mittellamelle wird dann, nachdem sie einige Stunden in einer 6proc. Lösung von Kaliumnitrat gelegen hat, in einer Strecke von 5—8 cm Länge median gespalten und in der aus der Fig. 6 ersichtlichen Weise mit Hilfe der Korkplatte *k* in eine Cüvette gebracht, die 6proc. Kaliumnitratlösung enthält. Da der Turgor aufgehoben ist, klafft der Schnitt wenig oder garnicht. Führt man aber das Präparat (mitsammt dem als Halter dienenden

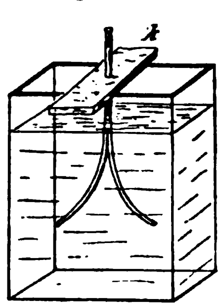


Fig. 4.
¹/₃ der natürl. Grösse.

Korke) in eine andere Cüvette über, die reines Wasser enthält, so beginnt sogleich die Wiederherstellung des Turgors und damit aus bekannten Gründen die Auswärtskrümmung der Stengelhälften, die so schnell verläuft, dass man bei 20facher Vergrösserung im Projectionsbild die Fortbewegung sieht. Durch Zurückbringen in die plasmolysirende Kaliumnitratlösung wird die Bewegung umgekehrt und der Ausgangszustand wiederhergestellt.

Durch dieses Experiment werden also die Folgen der Gewebespannung und die Bedeutung des Turgors für diese Spannung und für die Krümmungsbewegung demonstrirt. Man kann natürlich auch direct zeigen, dass sich beim Isoliren das Mark verlängert und die Rinde verkürzt, indem man z. B. zur Projection den Blattstiel von *Begonia* verwendet, an dem auf eine grössere Strecke die Rinde in Längsstreifen losgelöst wird, die dann durch Umwickeln mit einem Faden verhindert werden, sich von dem verlängernden Mark abzukrümmen.

Auf der Veränderung von Spannungsverhältnissen, die durch die Quellung der Zellwände verursacht wird, beruht z. B. die bekannte hygroskopische Bewegung in den Grannen der Fruchtklappen von *Erodium gruinum*[1]). Um diese Bewegung vorzuführen, halte ich das Object so lange im dampfgesättigten Raum, bis die Mehrzahl der Schraubenwindungen ausgeglichen ist. Dann wird die Klappe an eine Nadel gespiesst und im Projectionsapparat so aufgestellt, dass ihre Basis gegen die Lampe, ihre Achse also parallel zur optischen Achse des Apparates gerichtet ist. Da durch die Beleuchtung und Erwärmung eine starke Transpiration entsteht, so wird der gerade gestreckte Theil der Granne, der in der Einstellungsebene liegt, schnell genug herumgeführt, um bei 20facher Vergrösserung ein schönes Bewegungsbild zu liefern. Dieses kann zugleich zur Veranschaulichung der äusseren Erscheinung einer beschleunigten Circumnutation benutzt werden.

Ebenso können andere hygroskopische Bewegungen, sofern sie einigermassen schnell verlaufen, ohne Schwierigkeit im Projectionsbild gezeigt werden. Auch lassen sich in diesem, bei entsprechender Vergrösserung, das Aufspringen der Frucht von *Impatiens*, die Schnellbewegung des Gynostemium von *Stylidium adnatum* und der Staubgefässe von *Parietaria* und sogar das Fortschleudern des Sporangiums von *Pilobolus* vorführen.

---

1) Vergl. Pfeffer, Physiolog., I. Aufl., Bd. II, p. 284.

Kohlensäureassimilation.

Die Kohlensäureassimilation und die Bedeutung des Lichtes für dieselbe lassen sich mittelst der Gasblasenmethode sehr schön im Projectionsbild demonstriren. Zu diesem Zwecke bringe ich ein Sprossstück von *Elodea canadensis*, wie es aus Fig. 7 zu ersehen ist, in eine Cüvette, die aus einer entsprechend ausgeschnittenen dicken Glasplatte (*a*) besteht, auf die Glasscheiben (*b*) mittelst Siegellack aufgekittet sind. Die genügende Standfestigkeit wird durch Aufkitten auf die Metall- oder Glasplatte *d* gewonnen. Indem man der Cüvette eine lichte Tiefe von 11—13 mm giebt, erreicht man, dass der beiderseitig der Glaswand anliegende *Elodea*-Spross ohne ein weiteres Hilfsmittel in der gewünschten Lage festgehalten wird. Die Projection bei 30facher Vergrösserung (Objectiv 150 mm) liefert ein Bild, in dem man sehr schön die Gasblasen aufsteigen sieht, die bei der in der Fig. 7 gekennzeichneten Lage der Schnittfläche einen langen Weg zu durchlaufen haben.

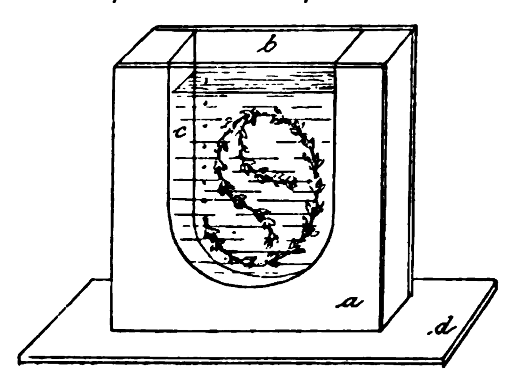


Fig. 7.
$^1/_3$ der natürl. Grösse.

Um die Abhängigkeit der Assimilation vom Licht darzuthun, wird die Pflanze soweit verdunkelt, dass im Projectionsbild nur noch das Schnittende und somit die aus der Wunde hervortretenden Blasen sichtbar sind. Diese Verdunkelung wird durch ein zweimal rechtwinklig gebogenes, geschwärztes Blech bewerkstelligt, das einen Rahmen bildet, der von der Seite (in Fig. 7, also von rechts nach links) über die Cüvette geschoben wird. Die Verdunkelung beider Seiten bezweckt, ausser dem directen auch das von dem Objectiv etc. reflectirte Licht abzublenden. Zur thunlichsten Abhaltung von Reflexlicht ist ferner die Seitenwand der Cüvette (*c*) schwarz angestrichen. Unter solchen Umständen kommt im Projectionsbild bei der Abblendung des Lichtes der Blasenstrom sofort zum Stillstand, sofern überhaupt das Versuchsobject bei Verdunkelung prompt reagirt. Indem man nur einen Theil der Pflanze durch partielle

Ueberschiebung des Blechrahmens verdunkelt oder indem man das Licht durch ein vorgeschobenes enges Drahtnetz, durch Transparentpapier etc. schwächt, lässt sich zeigen, dass der Blasenstrom mit der Intensität der Beleuchtung abnimmt. Schiebt man aber vor die Cüvette eine rothe, eine gelbe oder eine blaue Glasscheibe oder an Stelle dieser eine Cüvette, die mit Kaliumbichromat, bezw. mit Kupferoxydammoniak gefüllt ist, so wird auf diese Weise die überwiegende assimilatorische Wirkung der schwächer brechbaren Strahlen vorgeführt.

Für einen guten Projectionserfolg muss eine gut arbeitende Pflanze vorliegen, die Blasen von genügender Grösse in einem gleichmässigen Tempo liefert. Wird ein möglichst grosser Spross genommen, so ist es leicht, in einer Minute 20—60 Blasen von geeigneter Grösse zu erhalten. Thatsächlich wird durch die Beleuchtung der Pflanze im Projectionsapparat die maximale assimilatorische Leistung bewirkt. Damit diese voll zur Geltung kommt, muss der Pflanze die Kohlensäure in genügender Menge zur Verfügung stehen. Praktisch genügt es, wenn vor der Projection frisches Leitungswasser in die Cüvette gebracht, oder wenn in diese einige Blasen Kohlensäure (nicht zu viel!) geleitet werden. In beiden Fällen ist mit Vorsicht zu verfahren, um eine bleibende Störung des Blasenstromes zu vermeiden. Damit sich dieser nach der Herstellung des Präparates bis zur Projectionszeit erhält, muss die Pflanze so beleuchtet werden, dass sie dauernd einen langsamen Blasenstrom entwickelt. Jedenfalls ist es gerathen, mindestens zwei zur Projection geeignete Präparate herzustellen.

Im Anschluss an diese Demonstration pflege ich auch die Abhängigkeit der Stärkebildung von der Beleuchtung vorzuführen. Ich benutze dazu ein Laubblatt, in dem durch partielle Verdunkelung mit Stanniol erreicht ist, dass sich die Stärke nur an den beleuchteten Stellen anhäuft, die in der Form einer Figur oder eines Buchstabens ausgespart waren[1]). Das mit Chlorhydrat behandelte Blatt wird, mit Jod gefärbt, zwischen zwei Glasplatten fixirt und projicirt, nachdem dieses Präparat in eine Cüvette gestellt ist, die verdünntes Glycerin enhält. Nach dem Gebrauche wird das Blatt in verdünntem Glycerin, dem ein wenig Carbolsäure zugesetzt ist, aufgehoben.

---

1) Vergl. die Fig. bei Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. I, p. 300.

Hinweis auf einige andere Projectionen.

Im Vorstehenden ist eine Anzahl sichtbarer vitaler Vorgänge behandelt, deren Demonstration einige Technik erfordert. Es ist aber einleuchtend, dass sich ein gutes Theil der physiologischen Vorlesungsversuche ebensogut mit dem Projectionsapparat vorführen lässt, wie physikalische Experimente, wenn die Objecte und die Apparate entsprechend reducirt und den Verhältnissen angepasst werden. So macht es z. B. keine Schwierigkeiten, die Gasentwickelung bei der Alkoholgährung, oder die Permeabilität der Intercellularen (vergl. die Figuren in Pfeffer, Physiol. II. Aufl., Bd. I, p. 178), oder (indem man auf den decapitirten Spross ein enges Steigrohr setzt) die Blutung (l. c. p. 238), oder die Wasseraufnahme in Folge der Transpiration (l. c. p. 223) bei einer 20- bis 40fachen Vergrösserung im Projectionsbild zu demonstriren. Ferner kann der durch eine Krümmung oder eine formative Thätigkeit erzielte Endeffect auch durch Projection gezeigt werden. Ohne näher auf dieses Thema einzugehen, will ich doch erwähnen, dass sich auch die Vertheilung des Wachsthums in der Streckungszone (Pfeffer, Physiol. I. Aufl. Bd. II, p. 69), sowie der Zusammenhang zwischen Wachsthumsvertheilung und geotropischer u. s. w. Krümmung (ibid., p. 314) projectiv demonstriren lassen, indem man die Markirung nicht mit Tusche, sondern durch Einstechen feiner Fadenstücke aus blauem Glase herstellt. Solche Präparate von Wurzeln (*Lupinus albus*) oder Stengeln lassen sich durch Ueberführung in Alkohol conserviren.

Zum Zwecke der Projection müssen sich die in Wasser lebenden oder die in Flüssigkeiten conservirten Objecte in parallelwandigen Cüvetten befinden. In solcher Weise lassen sich z. B. in Alkohol conservirte Wurzelsysteme und Wurzelknöllchen der Leguminosen, oder bei stärkerer Vergrösserung (130fach) auch die Wurzelhaube und die Wurzelhaare an der Wurzel von *Trianea* u. s. w. vorführen. Ein gutes Bild liefert ferner ein lebender Spross von *Chara*, wie denn überhaupt die meisten Algen zur Projection bei entsprechender Vergrösserung geeignet sind. Während in allen diesen und ähnlichen Fällen die Herstellung der Präparate und die Methodik der Projection keine besondere Erläuterung bedarf, dürfte eine solche für einige besondere Fälle geboten sein.

Zunächst erwähne ich, dass ich mir Dauerpräparate zur Projection der Wurzelhöschen (bei 20- und 130facher Vergrösserung)

herstelle, indem ich ein kleineres Wurzelsystem (z. B. von *Triticum*), das in Smirgel als Boden erzogen ist, in einer Cüvette in 10proc. Gelatine einbette, die mit 0,5% Carbolsäure versetzt ist (Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. I, p. 133).

In manchen Fällen bringt man den in Gelatine einzubettenden Pflanzentheil besser in ein möglichst schlierenfreies Reagensrohr, durch dessen Drehung das Object in verschiedener Lage und Stellung gezeigt werden kann. In diesem Falle muss aber, um ein gutes Bild zu gewinnen, das Reagensrohr während der Projection in eine mit Wasser gefüllte Cüvette tauchen. Auf diese Weise führe ich z. B. das in carbolsäurehaltiger Gelatine eingebettete Blatt von *Drosera rotundifolia* im ungereizten und gereizten Zustand vor (Vergrösserung 130fach). Im letzteren Falle sieht man sehr gut, wie sich die Tentakeln nach einem gefangenen Insect hinkrümmen, wenn man zu dem Präparate ein Blatt verwendet, das durch das Auflegen einer kleinen Fliege gereizt wurde.

In solcher Weise führe ich ferner Stich- und Strichkulturen von Bakterien bei ca. 20facher Vergrösserung vor. Zur Herstellung des Präparates lasse ich in einer mit 10proc. Gelatine hergestellten Nährgelatine ein nicht verflüssigendes Bakterium bis zu der gewünschten Entwickelung kommen, lasse dann einige Minuten Formoldampf einwirken und giesse darauf eine Schicht möglichst farbloser Gelatine auf. Wird in den Luftraum des Reagensrohres ein mit Chloroform getränkter Wattebausch gebracht und mittelst Kork und Paraffin ein hermetischer Schluss hergestellt, so ist ein haltbares Dauerpräparat gewonnen.

Um für die Projection Dauerpräparate von Bakteriencolonien zu erhalten, kitte ich auf eine Spiegelglasplatte eine gleichgrosse dickwandige Platte, deren Mittelfeld kreisförmig ausgeschnitten ist. In diesen Ring von 8—9 cm Durchmesser wird dann so, wie es bei dem Isolationsverfahren üblich ist, eine dünne Schicht von Nährgelatine gegossen, die mit 1% Glycerin versetzt ist und die das nöthige Quantum der Keime eines nicht verflüssigenden Bakteriums enthält. Nachdem die Colonien die gewünschte Entwickelung erreicht haben, wird mit Chloroformdampf abgetödtet und darauf im Exsiccator über Schwefelsäure ausgetrocknet. Wird nun die Kammer durch Aufkitten der zweiten Spiegelglasplatte geschlossen, so ist ein Präparat hergestellt, das sich lange hält, das im Innern keinen Wasserbeschlag bildet und das zur Projection bei 20—30facher Vergrösserung sehr geeignet ist.

In analoger Weise stelle ich mir Plattenkulturen von Schimmelpilzen her, die sehr brauchbar sind, um bei schwach vergrössernder Projection die centrifugale Ausbreitung der aus einer Spore hervorgehenden Pilzmasse zu zeigen. Nachdem das Mycelium eine gewisse Ausbreitung erlangt hat, beginnt die Sporenbildung, durch die, besonders bei *Aspergillus niger*, die centrale, ältere Partie dunkler gefärbt erscheint.

IV. Kinematographische Projectionen.

In der Pflanze spielen sich die meisten Veränderungen so langsam ab, dass sie selbst mit den stärksten zur Verfügung stehenden Vergrösserungen nicht unmittelbar gesehen werden. Wenn man aber in genügenden Intervallen photographische Aufnahmen anfertigt und diese in schneller Aufeinanderfolge vor unseren Augen vorbeigehen lässt, so wird aus bekannten Gründen (ich erinnere an die als Thaumatrop, Stroboskop u. s. w. bekannten Apparate) das Bild einer continuirlichen und schnellen Bewegung hervorgerufen. Wir werden dann z. B. in 1 1/2 Minuten sich die ganze Entwicklung abspielen sehen, die eine Keimpflanze während vier Wochen erreichte, wenn in diesem Zeitraume 800 photographische Aufnahmen angefertigt wurden und diese in 1 1/2 Minuten vorgeführt werden. Zu dieser Vorführung benutze ich den bekannten Kinematographen. Um aber die photographischen Aufnahmen in den gewünschten Intervallen zu gewinnen, liess ich mir von Herrn Mechaniker Bartling in Leipzig einen automatisch arbeitenden Apparat bauen, da die im Handel befindlichen Apparate nur für schnell aufeinander folgende Aufnahmen construirt sind.

Der Apparat ist dem Wesen nach so eingerichtet, dass er durch eine elektrische Auslösung in Gang gesetzt wird und dann selbstthätig alles das vollbringt, was für die Ausführung einer Aufnahme nothwendig ist. Die Auslösungen lasse ich, sofern sie in einem Zeitraum von mehr als einer Stunde aufeinander folgen sollen, von der Contactuhr besorgen, die ich mir für den Betrieb von Registrirapparaten anfertigen liess (vergl. Bot. Zeitung 1887, p. 29). Sollen aber die Aufnahmen in einem kürzeren Zeitmaass aufeinander folgen, so benutze ich meinen Klinostaten, der so exact wie ein Uhrwerk arbeitet. In diesem Falle wird durch Stege, die auf dem sich drehenden Teller (der zur Aufstellung von Töpfen etc. dient) an-

gebracht sind, ein Hebel gehoben, der durch die ihm aufgedrängte Bewegung vorübergehend einen Contact herstellt, dadurch für kurze Zeit die Kette schliesst und damit die elektromagnetische Auslösung im Aufnahmeapparat veranlasst. Befinden sich z. B. auf dem Teller, während er in 48 Minuten eine Umdrehung macht, 8 Stege, so tritt in Intervallen von 6 Minuten eine Auslösung ein. Nach Entfernung von 4 Stegen wird die Zwischenzeit auf 12, nach Entfernung von 6 Stegen auf 24, uach Entfernung von 7 Stegen auf 48 Minuten vergrössert. Da nun ausserdem die Umdrehungsschnelligkeit des Tellers zwischen 2 Minuten und 70 Minuten beliebig modificirbar ist, so lässt sich jede gewünschte Auslösungszeit herstellen.

Der durch das Uhrwerk geschlossene Strom bewirkt im Aufnahmeapparat die Auslösung durch die vorübergehende elektromagnetische Anziehung des Sperrhakens. In Folge dessen tritt das durch Gewicht betriebene Räderwerk des Apparates in Thätigkeit. Damit beginnt auch die Drehung einer Scheibe, die durch ihre Nase die Hebung eines Stiftes bewirkt und hierdurch für gewisse Zeit einen Contact herstellt. Der so geschlossene Strom besorgt auf elektromagnetischem Wege die Oeffnung des lichtabsperrenden Thürchens und stellt damit die Bedingungen für die Exposition des bildaufnehmenden Films her, die so lange fortbestehen, bis durch Ablauf der Nase der Strom unterbrochen und damit das Thürchen geschlossen wird. Bevor ferner das Räderwerk durch Einfallen des Sperrhakens zum Stillstand kommt, wird noch durch eine mechanische Auslösung die selbstthätige Fortbewegung des Films um die Grösse eines Bildes veranlasst. Da die erwähnte Auslösungseinrichtung aus einem System von Scheiben mit ungleich langen Nasen besteht und da zudem die Schnelligkeit des Räderweikes durch Flügel regulirbar ist, so lässt sich die Expositionszeit genügend reguliren.

Zur Beleuchtung der Pflanze benutze ich elektrische Glühlampen, die entweder dauernd brennen oder nur während der Aufnahmezeit in Action gesetzt werden[1]). Letzteres wird einfach dadurch bewirkt,

1) Damit ein allenfalls ausbrechender Brand selbstthätig ein Alarmsignal hervorruft, habe ich über den Apparat und längs der Zimmerwände einen dünnen mit Salpeter getränkten Bindfaden gezogen, der an dem einen Ende mit einem Gewicht belastet, mit dem anderen Ende an eine Feder befestigt ist. Sobald der Faden an irgend einer Stelle durchbrennt, stellt die Federbewegung einen Contact her und bewirkt durch den

dass derselbe Strom, der die Oeffnung des Aufnahmethürchens im Apparate besorgt, gleichzeitig ausserhalb des Aufnahmeapparates durch elektromagnetische Wirkung die Anziehung eines Hebels und dadurch den Schluss der Lichtleitung bewirkt, der somit ebenso lange anhält, wie das Offensein des Aufnahmethürchens.

Die zu photographirende Pflanze befindet sich im Dunkelzimmer in einem aus Gipsdielen gebauten vorn offenen Kasten, der im Inneren weiss gestrichen ist. Durch verschiebbare Blechplatten, die auf der Innenseite weiss, aussen schwarz sind, wird der Kasten auf der Vorderseite (gegen den Aufnahmeapparat hin) derart geschlossen, dass er nur soweit offen bleibt, als zur Bildaufnahme nöthig ist. Im Innern des Kastens sind rechts und links von der Pflanze, und in einiger Entfernung von dieser, je zwei Glühlampen (16 oder 25 Ampère) so aufgestellt, dass keine heliotropische Wirkung zu Stande kommt. Unter diesen Umständen erscheint das Bild der Pflanze im Negativ auf dunklem Grunde, jedoch kann man es auch auf hellem Grunde gewinnen, indem man eine schwarze Hinterwand aufstellt. Da das Licht der Glühlampe eine verhältnissmässig schwache photographische Wirkung besitzt, so ist selbst bei Verwendung eines sehr empfindlichen Films eine Expositionszeit von 15—40 Sec. nöthig.

Aus dem beschriebenen Apparat lässt sich übrigens durch Ausschaltung der elektrischen Auslösungsvorrichtungen und durch Einsetzen des Kurbelgriffes ein gewöhnlicher Aufnahmeapparat für schnell aufeinander folgende Aufnahmen herstellen.

Mein Apparat ist für eine Bildgrösse von 18 mm Höhe und 24 mm Breite eingerichtet, so dass auf ein Filmsband von 16 m Länge 880 Aufnahmen gehen. Für die bisher ausgeführten Aufnahmen habe ich Objective von 50—100 mm Brennweite benutzt. Die Entwickelung des Negativs und die Herstellung des Positivs habe ich durch Herrn Mechaniker Bartling besorgen lassen. — Ausser der verkleinernden Aufnahme, auf die ich mich bisher beschränkte, ist auch an eine vergrössernde Aufnahme zu denken. Mit Hilfe dieser würde es dann möglich sein, auch solche vitale Vorgänge vorzuführen, die sich wegen der geringen Grösse der Objecte nicht direct projiciren lassen. Denn wenn z. B. die Auf-

---

Schluss der elektrischen Hausleitung, dass die Hausschellen in Action treten. Diese einfache Sicherheitsvorrichtung ist auch leicht in Räumen anzubringen, in welchen dauernd Heizflammen brennen.

nahme bei 200facher Vergrösserung ausgeführt und das Bild dann bei 130facher Vergrösserung projicirt wird, so ist damit eine 26000fache Vergrösserung des Gegenstandes erreicht.

Der in der üblichen Weise construirte Wiedergeber (Kinematograph) wird, analog wie andere Apparate, auf die Laufschiene meines Projectionsapparates aufgesetzt. Ich projicire dann gewöhnlich bei einer ca. 130fachen Vergrösserung, so dass die Bildfläche ca. 3,1 m breit und 2,3 m hoch ist. Zu dieser Projection lässt sich ganz gut die p. 730 erwähnte aplanatische Lupe gebrauchen. Freilich würde ich vorziehen, eine solche Vergrösserung mit einem schwächeren Objectiv unter Erhöhung des Abstandes zu erzielen, wenn ich in meinem Hörsaal bequem eine grössere Entfernung zwischen Projectionsapparat und Projectionsfläche herstellen könnte.

Von den bis dahin fertiggestellten Aufnahmen habe ich zu erwähnen: 1. Die während 35 Stunden ausgeführte geotropische Aufkrümmung des Stengels einer horizontal gestellten, kräftigen Pflanze von *Impatiens glanduligera*. 2. Die während drei Tagen ausgeführten Schlafbewegungen der Blätter von *Desmodium gyrans* und *Mimosa Spegazinii*, von denen je eine Pflanze sich auf demselben Bilde befindet. 3. Die Keimung von *Vicia faba*. In diesem Falle wurde ein angekeimter Samen derart in eine mit Spiegelglasscheiben versehene Cüvette gebracht, dass die ca. 4 cm lange Keimwurzel eben in das Wasser tauchte. Zwei in dieser Weise beschickte Cüvetten wurden nebeneinander aufgestellt, sodass die Projection des Filmsbandes gleichzeitig die Entwickelung des Sprosses und des Wurzelsystems von zwei Exemplaren zeigt. Die Aufnahmen wurden während 11 Tagen fortgesetzt, d. h. bis die Spitze des 19 cm langen Sprosses sich dem oberen Rande des Bildes näherte. Da ich an einer der beiden Pflanzen nach einiger Zeit die Spitze der Hauptwurzel abschnitt, so ist die hierdurch erzielte Beschleunigung des Wachsthums der Seitenwurzeln ebenfalls im Projectionsbild sichtbar. 4. Fünf Blumentöpfe mit je einer Zwiebel der Gartentulpe wurden zur Aufnahme auf ein Bild aufgestellt, nachdem das Hervortreten der Pflanze aus dem Boden begonnen hatte. Während der Aufnahmezeit, nämlich im Laufe von 28 Tagen, war die Entwickelung der 35—40 cm hohen Pflanzen bis zur Entfaltung der Blüthen und z. Th. bis zum Abfallen der Blumenblätter fortgeschritten. Um eine zu ansehnliche Verlängerung (ein partielles Etiolement) zu vermeiden, wurden die Pflanzen in der

Zeit zwischen zwei Aufnahmen während des Tages dem hellen Tageslicht ausgesetzt. Mit Hilfe von geeigneten Marken war es möglich, die Pflanzen immer wieder genau an dieselbe Stelle im Aufnahmekasten zu bringen.

Aus den obigen Zeitangaben ergiebt sich annähernd das Zeitintervall zwischen zwei aufeinander folgenden Aufnahmen, da auf dem einzelnen Filmsband 750—850 Bilder aneinander gereiht sind. Die Projection eines solchen Bandes muss sich während 1—1½ Minuten abspielen, da uns die Projectionsfläche abwechselnd hell und dunkel erscheinen würde, wenn so langsam gedreht wird, dass während des Bildwechsels das Licht wesentlich länger als $^1/_{10}$ Sec. abgeblendet ist. Da es aber von Vortheil sein würde, wenn man mit demselben Bande auch einen langsameren, continuirlichen Verlauf des Vorganges vorführen könnte, so habe ich für die Zukunft eine entsprechende Anpassung des Wiedergebers in Aussicht genommen. Mechanisch würde z. B. dieses Ziel, ohne Benachtheiligung der Continuität der Beleuchtung und des physiologischen Vorganges, erreichbar sein, indem man den das Licht abblendenden Flügel mit der üblichen Schnelligkeit bewegt, aber dafür sorgt, dass das Filmsband erst bei jeder zweiten oder vierten Abblendung um die Grösse eines Bildes weitergerückt wird.

Bei dem Zusammendrängen auf so kurze Zeit spielt sich vor unseren Augen die Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit sehr schnell und in sehr anschaulicher Weise ab. Bei *Desmodium* und *Mimosa* befinden sich die Blätter in dauernder, z. Th. in sehr schneller Bewegung. Bei *Faba* sieht man Stengel und Wurzel in sehr schneller Wachsthumsbewegung und unter fortwährender Nutation vorwärts rücken. Auch gewährt z. B. das Hervorbrechen und die Verlängerung der Seitenwurzeln ein sehr anschauliches Bild. Nicht minder werden in der geotropischen Krümmung von *Impatiens* der ganze Verlauf dieser Krümmungsbewegung, also auch die Ueberkrümmung und die endliche Verticalstellung in lehrreicher Weise vorgeführt.

Da es erfahrungsgemäss den meisten Studirenden recht schwer fällt, aus der Betrachtung einzelner herausgerissener Phasen ein richtiges und plastisches Bild von dem Verlauf eines physiologischen Vorganges zu gewinnen, so haben diese Vorführungen, wie mich auch die Erfahrung gelehrt hat, einen hohen didaktischen Werth. Dieser wird noch durch den anschaulichen Nachweis erhöht, dass in den scheinbar starren Pflanzen thatsächlich eine

lebhafte Thätigkeit besteht, dass also eine sichtbare Bewegungs- und Reactionsthätigkeit allen Pflanzen zukommt, und nicht etwa eine Eigenthümlichkeit einzelner Pflanzen sind, welche wie *Mimosa* und einige andere Bewegungen ausführen, die seit langer Zeit angestaunt und als ein Ausnahmefall betrachtet wurden. In der That würde sich die Menschheit eine andere und viel richtigere Vorstellung von dem lebendigen Getriebe in der Pflanze ausgebildet haben, wenn alle oder die Mehrzahl der vegetabilischen Organismen unmittelbar wahrnehmbare Bewegungen, wie z. B. die *Mimosa pudica* ausführten, oder wenn es jedem Menschen von Jugend auf auch nur zeitweise ermöglicht wäre, die Natur etwa bei 50 000facher Vergrösserung zu betrachten oder durch Zusammendrängen der Entwickelungszeit (wie in den besprochenen Vorführungen) die Pflanzen in lebhafter Bewegungsthätigkeit zu sehen.

Wenn es freilich möglich wäre, durch directe Betrachtung in den zur Verfügung stehenden Vergrösserungen dasselbe Ziel zu erreichen, wie durch die zeitliche Compression auf kinematographischem Wege, dann würde man naturgemäss auf dieses Hilfsmittel verzichten. Denn die unmittelbare Anschauung des Lebendigen ist stets wirkungsvoller, als eine Vorführung im Bilde. Das wird im Speciellen Jedermann in Bezug auf die kinematographischen Vorführungen aus den üblichen Schaustellungen bekannt sein, die, wenn sie auch noch so vollendet sind, doch nie die Wirklichkeit erreichen. Insbesondere machen sich kleine Fehler (Risschen, ausgebrochene Stellen in der Gelatinmasse etc.) störender bemerklich, wenn, wie in unserem Falle, das Bild nur ein kleines Flächenstück des Films bedeckt. Ohne Frage wird mit der Zeit die Technik der Projection noch vervollkommt werden und es würde voraussichtlich ein Fortschritt sein, wenn es in Anlehnung an das Princip des allgemein bekannten Mutoskopes gelingt, die Projection episkopisch auszuführen.

Jedoch ist die kinematographische Vorführung in ihrer jetzigen Form ein wichtiges Unterrichtsmittel. Auch genügt für die didaktischen Zwecke schon eine kleine Zahl gut gewählter Beispiele. Ohnehin wird der erhebliche Aufwand von Zeit und Mühe, den die Aufnahme eines physiologischen Vorganges erfordert, sowie die Kostspieligkeit eine Grenze setzen. Denn die Gesammtkosten für die Herstellung eines fertigen Positivs stellen sich auf ca. 60 Mark. Der Kostenpunkt wird auch von der allzuhäufigen Aufnahme langer Bildreihen für wissenschaftliche Untersuchungen etwas abhalten.

V. Schlussbemerkungen.

Jedenfalls ist der Projectionsapparat ein unschätzbares Hilfsmittel, um Gegenstände und Vorgänge zur Anschauung zu bringen, die für das ganze Auditorium auf andere Weise nicht oder doch nicht gut sichtbar gemacht werden können. Denn wenn man auch z. B. mittelst des Mikroskopes alles ebenso gut oder besser sehen kann, so ist doch allbekannt, dass von der Aufstellung zahlreicher mikroskopischer Präparate, insbesondere bei einer grossen Zuhörerzahl, nur ein Theil der Studirenden Nutzen zu ziehen versteht.

Vor allem möchte ich in der Benutzung des Projectionsapparates zur Demonstration vitaler Vorgänge dessen hervorragendste Bedeutung im botanischen Unterricht sehen. Denn von der stetigen Veränderung durch die lebendige Thätigkeit gewinnt man nicht so leicht eine richtige Vorstellung durch Abbildungen und Modelle, während durch diese Hilfsmittel anatomische und morphologische Verhältnisse, also allgemein statische Zustände sehr wohl und z. Th. sogar besser als durch Projectionsbilder versinnlicht werden können. Dass ich aber auch in Bezug auf solche Demonstrationen den hohen Werth des Projectionsapparates zu schätzen weiss, dürfte zur Genüge aus den beiläufigen Bemerkungen in den vorausgegangenen Mittheilungen zu ersehen sein. Allerdings bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass, wenn ein mikroskopisches Präparat eine sehr starke Vergrösserung erfordert, die Projection eines vergrössert aufgenommenen Photogrammes vorzuziehen ist, das der Regel nach deutlichere Bilder liefert und bequemer zu handhaben ist.

Wie bei allen Demonstrationen kommt es ganz besonders auch bei den projectiven Vorführungen darauf an, eine gute Auswahl zu treffen und das richtige Maass einzuhalten, da bei unnöthiger und übertriebener Anwendung des Projectionsapparates die Gefahr nahe liegt, dass die Vorführungen als eine Unterhaltung und Schaustellung aufgefasst werden. Wie man am besten bei den Vorführungen vorgeht und wie weit man praktisch gehen soll, darüber kann man natürlich verschiedener Meinung sein. Ich will desshalb auch nicht behaupten, dass meine Behandlung, die ich kurz andeuten will, die einzig richtige ist.

Im Allgemeinen vermeide ich eine Unterbrechung des Vortrags durch Projectionen. Deshalb pflege ich ein Thema zunächst unter

ausgedehnter Benutzung von grossen Wandtafeln, Modellen, vertheilten Pflanzen, Kreideskizzen u. s. w. zu behandeln. Die angeschlossenen Projectionen von Photogrammen, Präparaten, Lebenserscheinungen u. s. w. dienen dann zur ferneren Illustration und zur Erweiterung des Anschauungskreises und zugleich, im Vereine mit begleitenden Worten, zur Recapitulation des zuvor Behandelten. In dieser Weise vermeide ich die störende Unterbrechung, die durch Einschaltung der Projection in den Vortrag auch dann nicht zu vermeiden ist, wenn eine schnell functionirende Verdunkelungseinrichtung zur Verfügung steht. Bei einem solchen Vorgehen kommt es auch nicht in Betracht, dass während der Projection eine Erläuterung mit Hilfe von Kreideskizzen ausgeschlossen ist. Weil das aber der Fall ist und weil ferner Tafeln und Modelle u. s. w. eine gleichzeitige Betrachtung und Vergleichung verschiedener Objecte und Zustände gestatten, können die nur transitorisch vorhandenen Projectionsbilder die bleibenden Tafeln etc. nicht ersetzen, und ich halte es nicht für praktisch, bei der Einführung in ein Thema an Stelle der Wandtafeln Projectionsbilder zu benutzen.

In der angedeuteten Weise pflege ich die auf ein Thema bezüglichen Projectionen hintereinander zu Anfang einer Vorlesung vorzuführen. Handelt es sich um die Demonstration eines vitalen Vorganges, so beginne ich mit diesem, damit die nöthige und zuweilen zeitraubende Zusammenstellung mit Muse vor Beginn des Collegs ausgeführt werden kann. Es ergiebt sich fast von selbst und ist jedenfalls zu erreichen, dass auf dieselbe Stunde nur ein derartiger Versuch fällt, dessen Aufstellung während der Stunde eine störende Unterbrechung bedingen würde. So weit der Zeitaufwand nicht durch das Experiment an sich bedingt ist, gestattet mein Apparat einen so schnellen Wechsel der verschiedenen Proectionseinrichtungen, dass z. B. der Uebergang von der Makroprojection zur Mikroprojection und umgekehrt im Augenblick ausgeführt ist. Uebrigens lassen sich bei guter Vorbereitung sogar die vitalen Vorgänge so schnell hintereinander vorführen, dass ich bei einer Gelegenheit fast die Gesammtheit der beschriebenen Versuche, einschliesslich eines kinematographischen Bildes im Laufe von ca. 1 1/2 Stunden zu zeigen vermochte.

E. B.

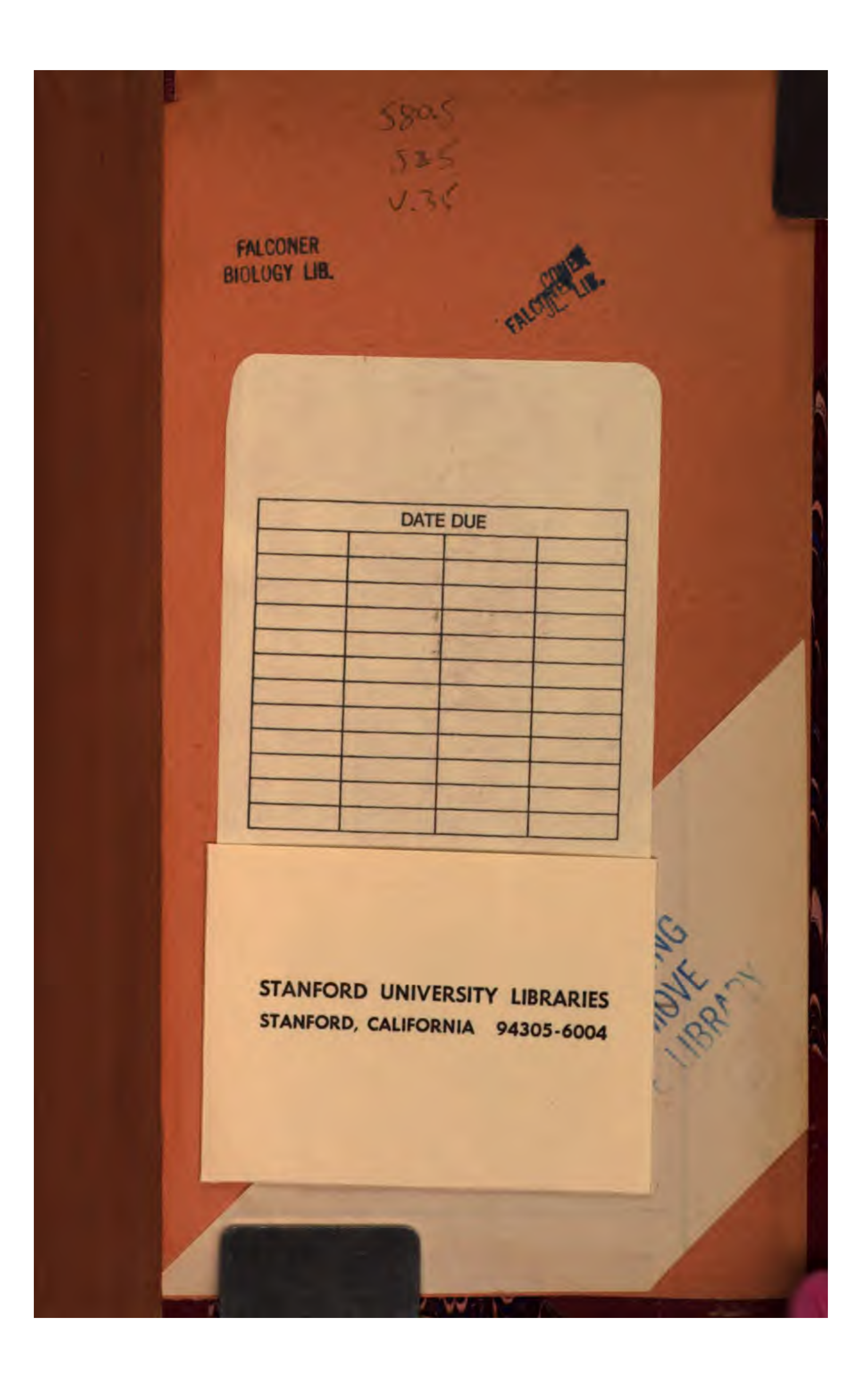
Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.








5805
.S25
V.35
FALCONER
BIOLOGY LIB.
DATE DUE
STANFORD UNIVERSITY LIBRARIES
STANFORD, CALIFORNIA 94305-6004

